



Traits d'histoire de vie et démographie face aux changements climatiques en milieu alpin : l'exemple de la marmotte alpine (*Marmota marmota*)

Marion Tafani

► To cite this version:

Marion Tafani. Traits d'histoire de vie et démographie face aux changements climatiques en milieu alpin : l'exemple de la marmotte alpine (*Marmota marmota*). Ecologie, Environnement. Université Claude Bernard - Lyon I, 2013. Français. NNT : 2013LYO10029 . tel-01169644

HAL Id: tel-01169644

<https://theses.hal.science/tel-01169644>

Submitted on 29 Jun 2015

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

N° d'ordre : 29 - 2013

THESE DE L'UNIVERSITE DE LYON

Délivrée par

L'Université Claude Bernard, Lyon 1

Ecole doctorale E2M2 - ED341

DIPLOME DE DOCTORAT (arrêté du 7 août 2006)

soutenue publiquement le 20/02/2013 par

Marion TAFANI

**TRAITS D'HISTOIRE DE VIE ET DEMOGRAPHIE FACE AUX CHANGEMENTS
CLIMATIQUES EN MILIEU ALPIN :**

L'exemple de la marmotte alpine (*Marmota marmota*)

Thèse dirigée par: Dominique ALLAINE et Jean-Michel GAILLARD



JURY :

M. Christophe BARBRAUD (Rapporteur)

M. Dominique BERTEAUX (Rapporteur)

M. Bernat CLARAMUNT LOPEZ (Examineur)

M. Emmanuel DESOUHANT (Président)

M. Dominique ALLAINE (Directeur)

M. Jean-Michel GAILLARD (Co-directeur)

Mme Aurélie COHAS (Co-encadrant)

Comprendre l'impact des changements globaux sur la dynamique des populations animales représente un enjeu sociétal majeur pour favoriser le maintien de la biodiversité. Le milieu de montagne permet de travailler sur de petites communautés d'herbivores à forte valeur patrimoniale, cynégétique ou emblématique. Il s'agit en effet d'un milieu en pleine mutation depuis plusieurs décennies à cause de la déprise agricole et du développement récent de l'écotourisme et des activités humaines récréatives. Ces changements ont conduit à l'aménagement et à la modification de nombreux habitats. Par ailleurs, le milieu montagnard est fortement saisonnier et semble particulièrement sensible au changement global actuel. L'effet des changements climatiques récents reste pourtant encore mal évalué. L'augmentation de la température moyenne des 30 dernières années est susceptible de modifier la dynamique des ressources disponibles pour les herbivores, mais aussi la chronologie d'accès à ces ressources, notamment à travers la diminution du couvert neigeux en hiver et sa fonte accélérée au printemps. L'objectif de cette thèse est donc d'évaluer l'effet des variables climatiques locales et globales sur les traits d'histoire de vie des herbivores de montagne, principalement à travers l'exemple de la marmotte alpine (*Marmota marmota*), un mammifère social et hibernant. Ce travail a permis de mieux appréhender les mécanismes d'action du climat sur la démographie des espèces de montagne, mais aussi de mettre en évidence le déclin continu d'une population de marmottes Alpines, dans les Alpes françaises, depuis les années 1990. Il pourrait ainsi servir de base pour établir les règles de gestion de cette espèce emblématique, et maintenir une forte biodiversité dans les écosystèmes de montagne.

DISCIPLINE

Ecologie des populations

MOTS CLES

Traits d'histoire de vie, démographie, marmotte, changements globaux, Alpes françaises, bouquetin, sénescence.

Laboratoire de Biométrie et Biologie Evolutive (LBBE)

UMR CNRS 5558

Université Claude Bernard Lyon 1 - Bât. Gregor Mendel

43 bd du 11 novembre 1918

69622 VILLEURBANNE cedex

Life history traits and demography under climate change in the Alps: the case of the alpine marmot (*Marmota marmota*)

ABSTRACT

Natural systems responses to global change are of major concern for human societies to maintain high species diversity. Mountains, and particularly alpine climate, offer the opportunity to work with small mammalian herbivore communities, with a strong patrimonial, hunting or emblematic value. Since the last decades, mountains are indeed facing major changes, due to the loss of agricultural lands and the recent development of ecotourism and human recreational activities. Those changes have modified natural habitats and their management planning a lot. Additionally, alpine climate is strongly seasonal and seem particularly sensitive to the actual global change. However, the recent impact of climate change on species and natural habitats is still under-evaluated. The increase in the average global temperature of the last 30 years could modify resources dynamics for a wide variety of species. The availability of resources, but also the chronology of access to these resources, for example through the decrease of snow cover in winter and its accelerated thaw in spring, is of crucial importance for herbivore populations. The aim of this thesis is therefore to evaluate the potential role of local and global climatic factors on life history traits of mountain herbivores, mostly through the example of the alpine marmot (*Marmota marmota*), a social and hibernating mammal. This work allowed us to better understand the mechanisms underlying the effect of climate change on mountain mammal population dynamics and demography; but also to highlight the continuous decline of an alpine marmot population in the French Alps since the 90s. Conservation strategies and practices could thus arise from this work, in order to maintain biodiversity in mountainous ecosystems.

KEYWORDS

Life history, demography, marmot, global change, French Alps, ibex, senescence.

REMERCIEMENTS

Un grand merci à mes directeurs de thèse, DA et Jean-Michel pour m'avoir soutenu tout au long de ma thèse et m'avoir souvent encouragée face aux difficultés rencontrées.

à Christophe et Aurélie qui ont été aussi présents que mes directeurs, toujours enclins à répondre à mes questions biologiques et statistiques. Merci aussi à Christophe pour tes blagues chaque jour un peu plus fines.

à Christophe Barbraud, Dominique Berteaux, Bernat Claramunt Lopez et Emmanuel Desouhant d'avoir pris le temps de juger mon travail et de constituer mon jury de soutenance.

au parc de la Vanoise pour avoir autorisé les captures de marmottes à la Grande Sassièrre et ainsi rendu cette thèse possible.

à Earthwatch et à l'association Les amis des marmottes pour leur soutien humain et financier dans l'aventure marmotte !

à Atle Mysterud, aux étudiants et permanents du CEES d'Oslo pour m'avoir accueilli plusieurs mois dans leur laboratoire avec chaleur, humour et bonne humeur... l'inverse du climat extérieur ! Merci également d'avoir partagé avec moi la découverte au combien agréable des bedbugs !

à Carole et Denis Favre-Bonvin pour leurs illustrations photos.

à ma famille pour son éternel soutien.

à l'équipe de choc de la Sassièrre sans qui les captures de marmottes n'auraient pas été les mêmes, Mariona la catalane, Pierre l'étagère, Mamie-Léa, Maxime, Vêrane, Aurélie, Sophie, Martin, Simon, Aitor, Marjorie... et Gwendalou des Alpes pour son genépi et sa bonne humeur bretonne !

à tous mes amis du LBBE sans qui cette thèse n'aurait pas vu le jour, Mariona, Zézelle, Léo, Anne, Kelly, Jêrêmy, Maël, Stêphanie, Floriane, Alice, Cécile, Vêrane, Marlène, Mathieu, Marion, Emilie, Adrien... et en particulier un grand merci à Lucille pour son soutien inconditionnel pendant ces 3ans et demi, quasiment une vie de couple ! Une pensée supplémentaire à toutes celles qui m'ont aidé pendant la rédaction et pour la préparation de la soutenance jusqu'aux derniers instants (et je dis bien les derniers...) !

à Laurent et Anne-Bêatrice pour avoir partagé mon quotidien et mon bureau.

à tous mes amis lyonnais, Riri, Roro, Dada, Martin, Flo ... et à ma deuxième famille, Valentine, Viviane, Perrine, Emilie et JS, ceux sur qui je pourrais toujours compter et que je remercie de m'avoir soutenue et divertie pendant tous les moments joyeux mais aussi difficiles.

et enfin une pensée à notre ami JP qui nous a quitté trop vite...

TABLE DES MATIERES

TABLE DES MATIERES	8
LISTE DES FIGURES.....	12
LISTE DES TABLES.....	14
INTRODUCTION	7
1.1 AVANT PROPOS.....	9
1.2 CONTEXTE GENERAL	9
1.3 CHANGEMENTS GLOBAUX ET BIODIVERSITE	11
1.3.1 <i>Changement climatique : constats généraux</i>	11
1.3.2 <i>Climat et biodiversité</i>	13
1.4 UNE REPONSE COMPLEXE AUX CONTRAINTES ENVIRONNEMENTALES	19
1.4.1 <i>Enjeux sociétaux : Les outils du biologiste</i>	19
1.4.2 <i>Traits d'histoires de vie et contraintes environnementales</i>	20
1.4.3 <i>A quelle échelle se placer ? Quelles variables utiliser ?</i>	23
1.5 LE MILIEU DE MONTAGNE : UN MILIEU FORTEMENT CONTRAINT	25
1.5.1 <i>Un milieu en pleine mutation au climat rigoureux</i>	25
1.5.2 <i>Une saisonnalité très marquée</i>	26
1.5.3 <i>Des espèces adaptées à leur milieu</i>	28
1.5.4 <i>Le cas de la marmotte alpine : objectifs de thèse</i>	29
SITE ET ESPECE D'ETUDE.....	33
1.1 LA MARMOTTE ALPINE	35
1.1.1 <i>Description et habitat</i>	35
1.1.2 <i>Cycle de vie et reproduction</i>	36
1.1.3 <i>Structure sociale</i>	38
1.1.4 <i>Hibernation</i>	38
1.2 SITE D'ETUDE ET SUIVI DE LA POPULATION	39
1.2.1 <i>La réserve naturelle de la Grande Sassièrè</i>	39
1.2.2 <i>Suivi des populations</i>	40
CHAPITRE 1 : TAILLE DE PORTEE ET CLIMAT.....	43
1.1 INTRODUCTION.....	45
1.2 METHODS	46
1.2.1 <i>Study species and field methods</i>	46

1.2.2 Climatic analysis	47
1.2.3 Analyses of mechanisms behind litter size variation	49
1.3 RESULTS	49
1.3.1 Trends of climate in our study area.....	49
1.3.2 Litter size variation with climatic covariates	50
1.3.3 Mother body mass and litter size variation	54
1.4 DISCUSSION	55
1.4.1 Patterns of litter size variation with climate change	55
1.4.2 Idiosyncratic responses to climate : details matter.....	55
1.5 APPENDIX	56
1.5.1 Appendix A: Complementary analyses using seasonal indices.	56
1.5.2 Appendix B: Complementary analyses of lagged effects.	61
1.5.3 Appendix C: Additional information on Burrow temperature and efficiency of snow insulation during winter.	62
1.6 ADDENDUM: LE POIDS COMME MEDiateUR DES EFFETS CLIMATIQUES	65
CHAPITRE 2 : MASSE CORPORELLE, SEXE ET SENESCENCE	67
1.1 INTRODUCTION	69
1.2 METHODS	72
1.2.1 Study population and data collection	72
1.2.2 Statistical analysis	73
1.3 RESULTS	76
1.3.1 Intra-annual variation in body mass	76
1.3.2 Chronological senescence and terminal decline	77
1.3.3 Sex-specific pattern of senescence.....	81
1.4 DISCUSSION	81
1.5 APPENDIX : SEASONAL VARIATION IN BODY MASS OF ALPINE MARMOTS.....	84
1.5.1 Methods	85
1.5.2 Results.....	85
1.6 ADDENDUM: EFFETS DU CLIMAT SUR LA MASSE CORPORELLE	89
CHAPITRE 3 : SURVIE ANNUELLE ET SOCIALITÉ	91
1.1 INTRODUCTION	93
1.2 METHODS	95
1.2.1 Study species.....	95
1.2.2 Study site and field methods	96
1.2.3 Climatic indices and trends over time	97
1.2.4 Effect of climate on survival and access to dominance	99

1.3 RESULTS	101
1.3.1 Selection of the global model.....	101
1.3.2 Climatic trends	103
1.3.3 Annual trends in survival probability.....	103
1.3.4 Weather-survival relationship	106
1.4 DISCUSSION	108
1.4.1 General model	108
1.4.2 Opposite trends depending on social status	108
1.4.3 Winter conditions matter	109
1.4.4 Toward an optimal group size.....	110
1.4.5 Conclusion.....	111
1.5 ADDENDUM	114
1.6 RESUME DES EFFETS DU CLIMAT SUR UNE POPULATION DE MARMOTTE ALPINE	115
CHAPITRE 4 : QU'EN EST-IL CHEZ UNE ESPECE SYMPATRIQUE NON HIBERNANTE DE GRANDE TAILLE ? VERS UNE COMPARAISON INTERSPECIFIQUE DANS L'ARC ALPIN.....	117
1.1 PRESENTATION DE L'ESPECE ET DE L'ETUDE	119
1.1.1 Brève présentation du bouquetin des Alpes.....	119
1.1.2 Présentation de l'étude.....	121
1.2 INTRODUCTION	122
1.3 METHODS	124
1.3.1 Study area and ibex populations data	124
1.3.2 Climatic variables.....	125
1.3.3 Statistical analysis	126
1.4 RESULTS	127
1.4.1 Age and population status	127
1.4.2 Climatic effects	128
1.5 DISCUSSION	131
1.5.1 Age-specificity and annual variations in reproductive success of ibex females.....	131
1.5.2 Environmental variations	132
1.6 ANALYSES COMPLEMENTAIRES ET AMELIORATIONS ENVISAGEABLES.....	135
DISCUSSION GENERALE.....	137
1.1 LIEN ENTRE CLIMAT ET PARAMETRES DEMOGRAPHIQUES CHEZ LA MARMOTTE ALPINE	139
1.1.1 Démographie de la marmotte alpine	139
1.1.2 Deux saisons clés : l'hiver et le printemps	140
1.1.3 Effets des changements climatiques sur la marmotte alpine.....	145

1.2 ROLE DES TRAITS D'HISTOIRE DE VIE ET IMPLICATIONS POUR L'AVENIR DE LA POPULATION..	147
1.2.1 Rôle de la socialité : une stratégie d'atténuation du climat en milieu extrême ?	147
1.2.2 Bilan démographique.....	153
1.2.3 Stratégies d'histoires de vie et comparaison interspécifique	157
CONCLUSIONS ET PERSPECTIVES.....	165
AMELIORATIONS TECHNIQUES.....	167
1.1 MEILLEURE MESURE DE LA NEIGE ET DES CONDITIONS HIVERNALES.....	167
1.2 MIEUX COMPRENDRE L'IMPACT DES CONDITIONS HIVERNALES SUR L'HIBERNATION	168
REFERENCES.....	171
ANNEXES.....	193

LISTE DES FIGURES

Figure 1 : Graphique tiré du rapport du GIEC (2007) variations observées de la température moyenne, du niveau moyen de la mer et de la couverture neigeuse dans l'hémisphère nord ces dernières décennies.....	13
Figure 2 : Les 3 axes de réponse des espèces aux changements climatiques (Bellard et al. 2012)	16
Figure 3 : Adaptations au froid (hibernation, résistance et migration)	29
Figure 4 : Marmotte alpine (juvénile) de la population de la Grande Sassièrè	35
Figure 5 : Cycle de vie de la marmotte alpine.....	37
Figure 6 : Réserve naturelle de la Grande Sassièrè	40
Figure 7 : Carte des territoires de marmotte alpine	41
Figure 8 : Pièges à double entrée utilisés pour la capture des marmottes alpines.....	42
Figure 9 : Yearly variation in litter size of Alpine marmots and average snow cover in winter (from December to March) at La Grande Sassièrè (French Alps)	50
Figure 10 : Effects of the average snow cover and winter temperature from December to March and of NDVI in April, on litter size of Alpine marmots at La Grande Sassièrè (French Alps) between 1990 and 2011.	51
Figure 11 : Annual variation in residual body mass of female Alpine marmots at La Grande Sassièrè (French Alps) between 1996 and 2011, after accounting for possible confounding effects of capture date, gestation status (pregnant vs. lactating) and spring conditions (April temperature and precipitations).	54
Figure 12 : Seasonal indices (two first Principal Components)	58
Figure 13 : Daily air temperature, inside burrow air temperature and snow cover during the 2011-2012 winter	64
Figure 14 : Sex-specific body mass variation with age (once accounting for capture date, year and reproductive status – for females only)	78
Figure 15 : Predicted body mass variation of male and female marmots in their last year of life once effects of capture date, reproductive status (for females only), year and chronological age (for males only) are accounted for (see text for further details).	81
Figure 16 : Male body mass gain in summer	86
Figure 17 : Female body mass gain in summer according to their reproductive status.	87

Figure 18 : Seasonal indices (two first Principal Components).....	98
Figure 19 : Time variation in survival of Alpine marmots from 1996 to 2010 in La Grande Sassi�re (French Alps).	105
Figure 20 : Variation in Alpine marmots' survival probability with climate according to age class in La Grande Sassi�re, French Alps..	112
Figure 21 : Photo d'un m�le adulte et cycle de vie du bouquetin des Alpes (<i>Capra ibex</i>)	120
Figure 22 : Yearly variation in prime-age female productivity (a) and kid survival (b) in four different ibex populations	128
Figure 23 : Climatic effects on productivity and kid survival once accounted for age effects in four alpine ibex populations in the French Alps (figure incomplete � ce stade de l'�tude)..	134
Figure 24 : Effets du climat sur une population de marmotte alpine � la Grande Sassi�re (Alpes fran�aises).	146
Figure 25 : Variations de la taille de groupe chez la marmotte alpine de la Grande Sassi�re entre 1990 et 2011	152
Figure 26 : Cycle de vie simplifi� de la marmotte alpine	154
Figure 27 : Contribution relative des diff�rents param�tres d�mographiques � la variance du taux de croissance de la population de la marmotte alpine.	156
Figure 28 : Quelques esp�ces herbivores des milieux alpins le long d'un gradient de temps de g�n�ration et de masse corporelle.	163

LISTE DES TABLES

Tableau 1 : Récapitulatif simplifié des principaux effets du climat observés chez une population de marmotte à ventre jaune (Ozgul et al. 2009, Ozgul et al. 2010).	30
Tableau 2 : Climatic variables accounting for observed variation in litter size of Alpine marmots at La Grande Sassièrè (Alps, France) between 1990 and 2011.....	53
Tableau 3 : Climatic variables accounting for litter size variation of Alpine marmots at La Grande Sassièrè (Alps, France), Seasonal Indices.	60
Tableau 4 : Effect of climatic variables at t-1 and t-2 before mating (and litter emergence) on the annual litter size variation in the Alpine marmots of La Grande Sassièrè, France	62
Tableau 5 : Modeling age-specific pattern of body mass variation in male and female Alpine marmots (La Grande Sassièrè, French Alps) using Generalized Additive Mixed Models (GAMMs).....	80
Tableau 6 : Capture, survival and state transition model for an Alpine marmot population in La Grande Sassièrè, French Alps.	102
Tableau 7 : Model selection based on AICc for the best climatic models for each age class (juveniles, yearlings, two years old and older subordinates, and dominant adults Alpine marmot). For each age class the model presented are: the full time dependant model (Φ_t), the linear trend over time (Φ_{Trend}) and the model including climatic variables.	107
Tableau 8 : Abbreviations used in models notations.....	111
Tableau 9 : Description of data available for each population. Population growth rates are taken from the litterature on those populations (Largo 2008).....	125
Tableau 10 : Parameters estimates from the GEE models explaining climate induced variation in reproductive parameters.....	130
Tableau 11 : Degré de socialité des différentes espèces du genre marmota (adapté de Allainé 2000 et Armitage 2007).	149
Tableau 12 : Tableau récapitulatif des différences entre les deux populations de <i>Marmota flaviventris</i> (Ozgul et al. 2010) et <i>Marmota marmota</i> (Arnold et al. 1990, Tafani et al. 2013).	149
Tableau 13 : mesures de l'élasticité (e) et du coefficient de variation (CV) pour chaque paramètre démographique de la marmotte alpine.	155
Tableau 14 : Quelques exemples des effets du climat sur les paramètres démographiques d'herbivores alpins et de milieux à forte saisonnalité.....	159

INTRODUCTION

1.1 Avant propos

Au cours de cette thèse, nous allons nous intéresser aux mécanismes d'action des conditions environnementales sur les paramètres démographiques de deux espèces appartenant à la communauté d'herbivores alpins : la marmotte alpine (*Marmota marmota*) et le bouquetin des Alpes (*Capra ibex*). La forte valeur emblématique et patrimoniale de ces espèces en fait des modèles de choix pour étudier l'impact des changements climatiques. De plus, à l'aide d'un suivi à long terme de plus de 20 ans chez la marmotte alpine, nous pouvons avoir accès aux mécanismes d'action de la météo sur la dynamique de population et la démographie chez une espèce à priori non menacée mais dont l'environnement est déjà fortement contraint par une forte saisonnalité.

Cette thèse se base essentiellement sur l'étude d'une population de marmottes alpines (*Marmota marmota*) de la réserve naturelle de la Grande Sassièrre (Alpes françaises). Elle fait souvent référence à une autre étude récente menée sur la marmotte à ventre jaune (*Marmota flaviventris*; Ozgul et al. 2010) afin d'établir des comparaisons entre les réponses aux changements climatiques, chez deux espèces phylogénétiquement proches et aux stratégies biodémographiques similaires. La dernière partie de ce manuscrit est une ébauche de comparaison interspécifique à l'échelle de la communauté d'herbivores alpins, entre les réponses des espèces aux changements climatiques, à l'aide de l'exemple du bouquetin des Alpes (*Capra ibex*). En effet, ce travail pourrait permettre par la suite d'étendre la comparaison des réponses aux changements climatiques à tout l'arc alpin.

1.2 Contexte général

A l'heure actuelle, il est impossible de passer à côté des changements climatiques. Que ce soit dans les journaux, à la télévision, dans les articles spécialisés, par le biais de la publicité ou de la politique, il ne se passe pas une journée sans que cette thématique soit abordée de manière plus ou moins directe. Le réchauffement de la planète est un facteur de stress grandissant pour les sociétés humaines dont la durabilité est menacée (qualité et quantité d'eau potable, sécurité alimentaire et santé ; Beniston 2010). Une recherche des mots clés « climate change » sur « Web of Knowledge » renvoie à 111,000 articles (au 1^{er} janvier 2013, depuis le 1^{er} janvier 1990) dont un tiers ont été publiés entre 2010 et 2012. Réalité

scientifique (GIEC 2007) mais aussi engagement politique (protocole de Kyoto, sommet de Doha, etc.) et atout marketing (label « eco-friendly »), l'environnement est devenu une notion multi-facettes à la lumière de ce redouté réchauffement de la planète. Dans le souci d'enrayer ce phénomène mondial, dont l'homme est désormais une cause avérée (GIEC 2007), il nous est proposé un retour à une consommation plus durable et écologique ainsi qu'une revalorisation des terroirs et des milieux naturels. D'un côté, l'engouement suscité par ce phénomène « eco-friendly » (ISO 14020¹) montre qu'une prise de conscience collective s'est amorcée ces dernières années. Malgré cela, l'ampleur des concessions encore à faire au niveau individuel, industriel et économique suscite un engouement modéré et très sélectif. Malgré les efforts notoires de la plupart des acteurs, nous sommes à l'heure actuelle toujours incapables d'établir une politique globale liée à l'environnement. Le sommet de Rio suivi de près par le sommet de Doha en 2012 n'ont fait que confirmer le manque de cohésion des pays participants sur les questions posées par le climat, leurs dirigeants étant incapables de concilier les intérêts économiques individuels avec une politique globale de mitigation des émissions de gaz à effets de serre et une utilisation plus durable des ressources naturelles (voir le compte rendu d'un envoyé spécial au sommet de Doha; Caramel 2012²). Cet état de fait s'illustre de façon flagrante à travers la course à l'exploitation des dernières ressources non renouvelables, permettant aux principaux industriels et politiques de repousser l'échéance d'un changement lourd à mettre en place, et ce aux dépens des espaces naturels où sont situées ces ressources. Ce phénomène amplifie la crise entre défenseurs de l'environnement et groupes industriels et politiques qui font parfois fi des recommandations environnementales au profit du développement économique. L'exploitation pétrolière en Alaska, où la nappe pétrolière la plus vaste au monde côtoie les régions les plus sauvages du globe, en est un exemple édifiant ces dernières années (Fair 2012³). Un des enjeux majeur de ce siècle restera donc sûrement la médiation des rapports scientifiques aux dirigeants et aux populations locales, afin d'éviter des situations de bras de fer comme il en existe encore trop actuellement et favoriser un regain d'intérêt pour la nature qui nous entoure à l'heure où près de 60% de la population mondiale vit en milieu urbain (National Intelligence Council 2012).

¹ ISO (International Organization for Standardization) 14020:2000 Environmental labels and declarations - General principles. http://www.iso.org/iso/home/store/catalogue_tc/catalogue_detail.htm?csnumber=34425

² Laurence Caramel, 10.12.2012, Après Doha, la négociation sur le climat est affaiblie. Le monde.

³ Jeff Fair 16.08.2012. Lobby pétrolier contre réserve naturelle. Courrier international (hebdo n°1137).

Dans ce contexte, la recherche en écologie permet d'améliorer la compréhension de tous les mécanismes du vivant en essayant de comprendre comment les organismes interagissent entre eux et avec leur environnement. Son rôle est important puisqu'il est essentiel de comprendre le lien entre le réchauffement climatique et les espèces dans toute sa complexité pour pouvoir nous donner une image de plus en plus fidèle de l'environnement dans lequel nous évoluerons dans un futur proche ; mais aussi pour limiter les impacts négatifs du réchauffement sur les écosystèmes. Les chercheurs devront donc répondre à un certain nombre de questions d'ici les prochaines années, comme par exemple dans quelle mesure les changements climatiques vont découpler les liens trophiques entre les espèces par le biais de modifications phénologiques ? Comment les communautés vont répondre à une augmentation de fréquence des événements météorologiques extrêmes ? Ou encore qu'est ce qui détermine si les espèces vont s'adapter, se déplacer ou bien s'éteindre face à ces changements climatiques ? (Chapin et al. 2000; Sutherland et al. 2013).

1.3 Changements globaux et Biodiversité

1.3.1 Changement climatique : constats généraux

Par définition, selon le GIEC (Groupe d'experts intergouvernemental sur l'évolution du climat), le **changement climatique** est une variation de l'état du climat que l'on peut déceler par des modifications de la moyenne et/ou de la variabilité de ses propriétés et qui persiste pendant une longue période, généralement pendant des décennies. Il se rapporte à tout changement du climat dans le temps, qu'il soit dû à la variabilité naturelle ou à l'activité humaine.

Sur la période allant de 1906 à 2005, le GIEC (2007) fait état d'une augmentation de la température globale à la surface du globe de 0.7 degrés. Le réchauffement de la planète est donc bien un phénomène avéré, qui d'après ce même rapport, va se prolonger de manière exponentielle durant le 21^{ème} siècle au rythme estimé de 0.2°C par décennie en moyenne, principalement entraîné par les émissions anthropiques de gaz à effets de serre. Le nouveau rapport du GIEC devrait être publié d'ici 2014, et devrait préciser ces observations.

Le réchauffement global de la planète engendre un profond dérèglement du système climatique et de ses propriétés (Figure 1). En lien avec la hausse des températures, les mers

ont vu leur niveau s'élever de 1,8mm/an depuis 1961 et de 3,1mm/an depuis 1993, notamment sous l'effet de la dilatation thermique des océans, qui absorbent une grande partie de la chaleur en surplus, et de la fonte des glaces. La superficie occupée par la couverture neigeuse et les glaciers a diminué dans les deux hémisphères, et plus particulièrement dans l'hémisphère nord, avec dans certaines régions un rythme de fonte allant de 2 à 7% en moyenne par décennie (en Arctique) et un recul des glaces plus marqué en été (Figure 1). L'augmentation des températures a également fortement perturbé le régime hydrique de la planète, bien qu'il soit plus difficile de le quantifier avec précision. Notamment, le volume et la fréquence des précipitations changent par le biais d'une augmentation des épisodes de fortes précipitations (surtout aux latitudes élevées) mais aussi des phénomènes de sécheresse dans certaines régions du globe (principalement dans les terres subtropicales). Par ailleurs, le dérèglement des phénomènes météorologiques s'exprime également par la fréquence accrue d'événements climatiques extrêmes comme les périodes avec des températures maximales ou minimales, les vagues de chaleur, les sécheresses, les crues ou encore une augmentation de l'intensité des cyclones et des tempêtes.

Variations de la température et du niveau de la mer à l'échelle du globe et de la couverture neigeuse dans l'hémisphère Nord

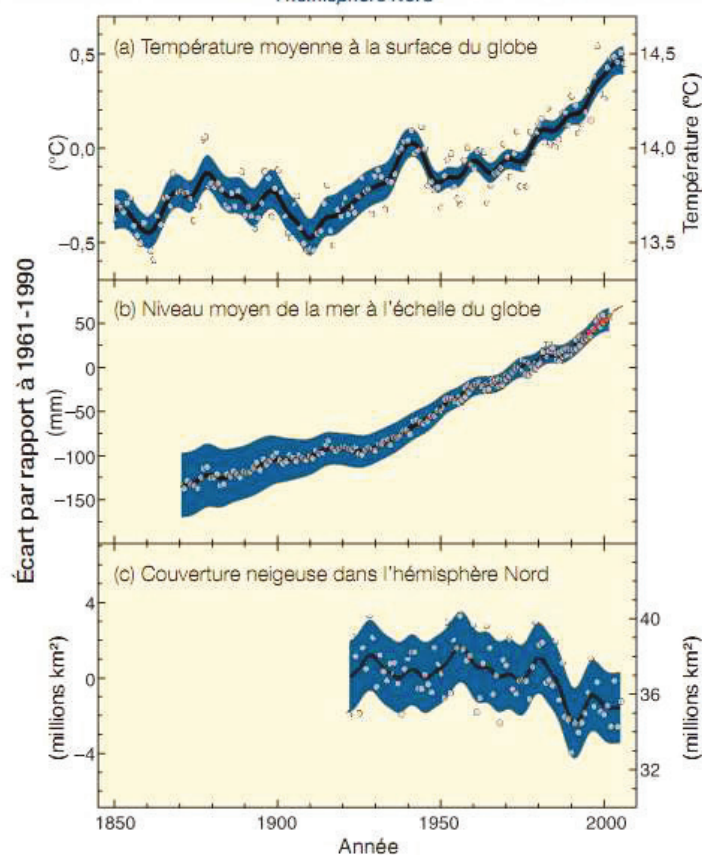


Figure 1 : Graphique tiré du rapport du GIEC (2007), représentant les variations observées (a) de la température moyenne à la surface du globe, (b) du niveau moyen de la mer et (c) de la couverture neigeuse dans l'hémisphère nord ces dernières décennies. Les courbes lissées (en noir) représentent les moyennes décennales et les points (en gris) correspondent aux valeurs annuelles. Les zones ombrées en bleu correspondent aux intervalles de confiance.

L'augmentation globale des températures est principalement due aux émissions anthropiques de Gaz à Effet de Serre (GES) qui s'accumulent dans l'atmosphère et déséquilibrent le bilan énergétique du globe. On appelle ce phénomène un forçage radiatif (GIEC 2007). Les principales activités humaines comme l'utilisation de combustibles fossiles et les pratiques agricoles génèrent des GES (principalement le CO₂, le méthane CH₄, l'oxyde nitreux N₂O et les hydrocarbures halogénés). Ces émissions ont augmenté de plus de 70% depuis les années 1970. Un enjeu majeur de ce siècle consiste donc à diminuer les émissions de GES (principalement de CO₂) afin d'enrayer les changements climatiques. Malgré ces mesures, la plupart des scénarios climatiques envisagés (en fonction des différentes voies de développement des sociétés humaines, selon des facteurs démographiques, économiques et technologiques ; et les émissions de GES qui en résultent) impliquent un prolongement du réchauffement climatique allant de 0.1 à 0.3 degrés par décennie, même selon les scénarios les plus optimistes. Les phénomènes météorologiques observés vont donc très probablement se reproduire dans le futur, avec une plus grande intensité. La couverture neigeuse mondiale va par exemple continuer à se rétracter (Beniston et al. 2003; Laternser & Schneebeli 2003) et le niveau des mers va encore augmenter. Certains scénarios vont ainsi jusqu'à prédire la disparition complète de la glace de mer en Arctique durant l'été et une diminution drastique de celle-ci en Antarctique avant la fin du 21^{ème} siècle (GIEC 2007).

1.3.2 Climat et biodiversité

1.3.2.1 Etat des lieux

Le réchauffement climatique entraîne des perturbations des composantes du système climatique mais aussi des écosystèmes et des êtres vivants qui les composent. De nombreuses études ont d'ores et déjà montré que les effectifs, la phénologie, la démographie et la distribution géographique des espèces animales et végétales sont modifiées avec les changements climatiques (Chapin et al. 2000; Walther et al. 2002; Bradshaw & Holzapfel 2006; Parmesan 2006; Thomas et al. 2006; Hoffmann & Sgrò 2011; Bellard et al. 2012).

D'une manière générale, le réchauffement global génère une asynchronie (ou « mismatch ») entre les espèces, leur habitat et les ressources alimentaires disponibles, et pousse donc les individus de chaque espèce à s'adapter au nouveau rythme biologique qui leur est imposé. L'augmentation globale des températures a ainsi entraîné un glissement des niches écologiques vers de plus hautes latitudes et/ou altitudes, et la plupart des milieux naturels voient leurs limites s'étendre au nord et se rétracter au sud (Parmesan 2006; Thomas et al. 2006; Lenoir et al. 2008). Ainsi, la limite supérieure des arbres s'étend désormais de plus en plus haut en altitude, grignotant les pelouses alpines et la toundra (Alo & Wang 2008). Celle du sapin pectiné est passée de 1900 à plus de 2200m dans les Alpes françaises, soit une montée de plus de 300m en 50ans (Beilhe et al. 2009). Plus de 9000 oiseaux et 2000 papillons appartenant à des communautés nichant en Europe ont été rencontrés respectivement à 37 et 114km plus au nord de leur aire de répartition depuis les années 1990 (Devictor et al. 2008, 2012). L'avancée de la date d'arrivée du printemps est également responsable de changements majeurs dans la phénologie des espèces (dates de ponte, date d'émergence, d'entrée en diapause, de migration, etc. ; Bradshaw & Holzapfel 2006). Par exemple, la date moyenne de ponte des mésanges charbonnières (*Parus major*) a avancé de 14 jours entre 1961 et 2007 (Charmantier et al. 2008). De même, la date d'émergence des animaux hibernants est de plus en plus précoce, à l'image des marmottes à ventre jaune (*Marmota flaviventris*) qui sortent d'hibernation 23 jours plus tôt en moyenne qu'en 1976, en réponse à un déneigement plus rapide des terriers au printemps (Inouye et al. 2000). Les interactions trophiques sont elles aussi modifiées par les changements climatiques à travers l'effet indirect des déplacements spatiaux et temporels des espèces vis-à-vis de leur environnement. La modification de niche d'une espèce peut par exemple entraîner indirectement le déplacement ou la disparition des espèces qui en dépendent (Koh et al. 2004) et ainsi modifier les interactions au sein de la communauté à laquelle elle appartient (disparition des espèces dites clés de voûte; Gilman et al. 2010).

Il existe cependant un délai entre les modifications des conditions environnementales et la réponse des espèces à ces modifications. La mise en place de la réponse elle-même n'est pas aussi rapide que l'augmentation de température actuelle. Les espèces accumulent alors progressivement ce qu'on peut appeler « une dette climatique » ; qui se définit comme un retard dans la réponse des espèces aux changements de température. Ce retard est imputable à l'incapacité de l'espèce à suivre les changements climatiques (Devictor et al. 2012). La dette climatique dépend fortement de l'espèce mais aussi du contexte biogéographique et socio-

économique (statut de conservation de l'espèce par exemple). Bien qu'encore peu étudiées (Devictor et al. 2008, 2012), les conséquences d'une telle dette sont à priori plutôt négatives pour les espèces qui n'arriveront pas à s'acclimater suffisamment rapidement aux changements climatiques.

Les changements climatiques ont également été pointés du doigt, chez certaines espèces, comme responsables de modifications phénotypiques. En effet, dans les rivières françaises et la mer Baltique, une diminution de la taille corporelle moyenne des poissons ont été observées en réponse à l'augmentation des températures (Daufresne et al. 2009). De même, le mouton de Soay a perdu environ 120g par an depuis les années 1990 sous l'action conjointe de la densité dépendance et du climat (Ozgul et al. 2009). Les causes de ces modifications sont multiples mais les animaux de plus petite taille corporelle pourraient être favorisés, par rapport à des animaux de grande taille, dans des milieux plus chauds et plus secs. Les taux métaboliques ont également tendance à augmenter avec la température (Sheridan & Bickford 2011).

Les ultimes effets imputables aux changements climatiques sont les extinctions d'espèces, dont la niche s'est morcelée ou a disparu (Parmesan 2006, Hannah 2011). Ceci est particulièrement vrai pour les espèces vivant au niveau des pôles, des milieux montagneux ou désertiques ; ou pour les espèces spécialistes qui voient progressivement disparaître leurs conditions de vie optimales. En effet, bien qu'encore loin de l'extinction, les espèces vivant dans ces milieux extrêmes sont déjà confrontées à l'impact du réchauffement. C'est le cas notamment de l'ours polaire (*Ursus maritimus*), dont l'habitat se morcèle (Hunter et al. 2010), du manchot adélie (*Pygoscelis adeliae*), qui dépend de l'étendue de glace de mer (Jenouvrier et al. 2009), du pika américain (*Ochotona princeps*), dont la tolérance aux températures extrêmes est limitée (Galbreath et al. 2009) ou encore du rat kangourou (*Dipodomys spectabilis*) qui « cuit » à cause de la température trop élevée du sol (Moses et al. 2012).

1.3.2.2 Réponse de la biodiversité au climat

Les espèces font donc actuellement face à des modifications continues et durables de leur environnement. Les différentes réponses de ces dernières aux changements climatiques peuvent être réparties selon trois axes : l'espace, le temps et l'espèce en soi (« self »), comme proposé récemment par Bellard et al. (2012) (Figure 2). Le premier axe est aussi le plus largement étudié et implique que l'individu se déplace pour retrouver une niche climatique proche de celle qu'il a quittée. Ce phénomène comprend toutes les migrations, expansions et

rétractions d'aires de répartition en réponse à une modification du climat local. Les déplacements dans l'espace sont cependant limités par la capacité de dispersion des individus. Le second axe correspond aux modifications phénologiques des individus qui ajustent leur cycle de vie aux ressources disponibles. Comme nous l'avons vu plus haut, les individus d'un grand nombre d'espèces de milieux tempérés ont des dates de reproduction, de sortie d'hibernation, de floraison ou encore de migration plus précoces en réponse à une arrivée du printemps de plus en plus précoce (Bradshaw & Holzapfel 2006). Le dernier axe englobe tous les mécanismes de réponse n'appartenant pas aux deux autres catégories, cela peut être par exemple l'adaptation physiologique d'un individu à son nouvel environnement (ajustement du comportement d'alimentation et de reproduction, du régime alimentaire...). Dans ces trois axes on retrouve les ressources alimentaires comme variable clé dans la réponse aux changements climatiques (déplacement vers les ressources, ajustement de la phénologie aux ressources, modification du régime ou du comportement d'alimentation).

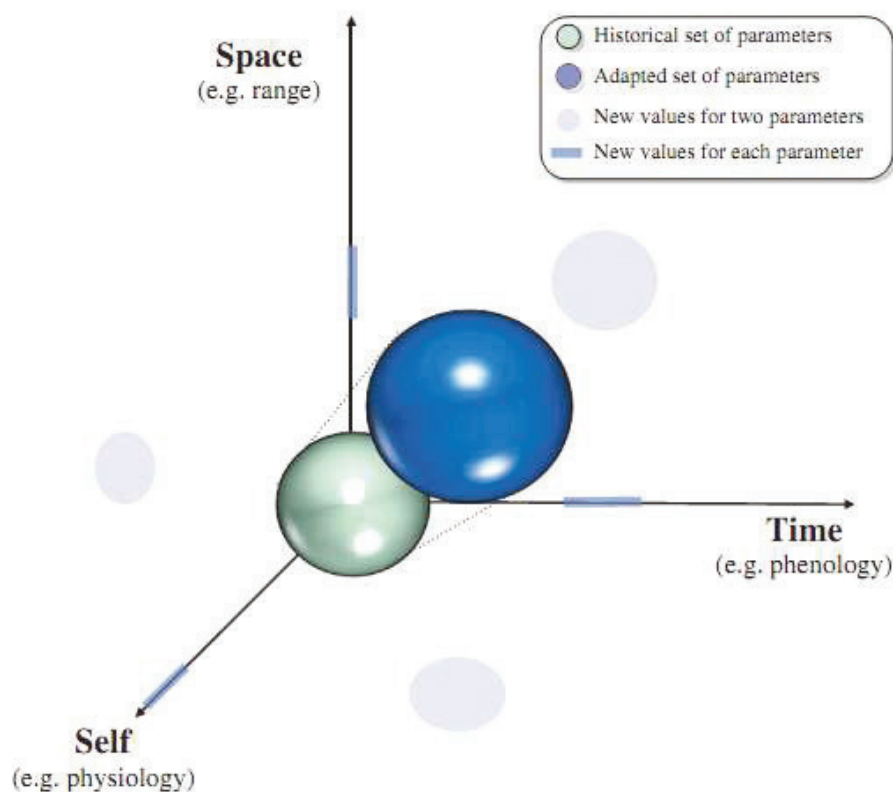


Figure 2 : Les 3 axes de réponse des espèces aux changements climatiques (Bellard et al. 2012) : déplacement dans l'espace, décalage temporel des événements du cycle de vie ou changement de sa propre physiologie pour s'acclimater aux nouvelles conditions climatiques.

Cependant, malgré toutes ces possibilités, seule une faible part de la réponse aux changements climatiques est de nature évolutive. Les mécanismes de réponse des individus d'une espèce donnée aux changements climatiques sont donc cruciaux et peuvent se diviser en deux catégories : la plasticité phénotypique ou l'évolution (la dispersion peut également être considérée comme un troisième mécanisme).

La plasticité phénotypique correspond à la capacité d'un génotype à produire différents phénotypes en réponse à un même changement environnemental. Elle a donc une base génétique et permet à l'individu d'exprimer le génotype qui concorde le plus avec son environnement dans un délai très court. Elle permet par exemple d'ajuster la date de reproduction en fonction de la température entre une bonne et une mauvaise année. Cependant, la plasticité phénotypique ne permet pas de faire face à une modification environnementale prolongée sur le long terme car le signal climatique est de plus grande intensité que celle habituellement rencontrée par les individus.

L'adaptation évolutive au sens darwinien du terme, est une modification de la structure, du fonctionnement ou du comportement qui améliore la survie ou le succès reproducteur des individus d'une population dans un environnement spécifique. Ces modifications se développent par le biais de la sélection naturelle, qui agit sur les variations de fréquences génétiques entre les générations, et permet de s'adapter de façon durable à un nouvel environnement.

(N.B.: la plasticité phénotypique, et en particulier sa magnitude, peut également être sélectionnée pour faire face à un environnement changeant (Visser 2008; Canale & Henry 2010))

La plasticité phénotypique permet aux individus de répondre rapidement à une modification de leur environnement. Elle a cependant ses limites et ne sera pas suffisante sur le long terme face à une modification prolongée des conditions climatiques. C'est ici qu'intervient l'adaptation, quand la modification des phénotypes devient permanente par le biais de la sélection naturelle. L'adaptation évolutive est donc une solution sur le long terme pour la persistance des espèces face aux changements climatiques. Mais la persistance des espèces va également être conditionnée par la vitesse de réponse et d'adaptation des espèces face à la rapidité des changements climatiques (Berteaux et al. 2004; Visser 2008).

La plasticité phénotypique semble détenir la part la plus importante de la réponse (Nussey et al. 2005; Parmesan 2006; Charmantier et al. 2008) et le taux d'adaptation des vertébrés au réchauffement global est estimé très faible (Gienapp et al. 2008). Les quelques études à même de séparer les effets génétiques des effets plastiques ont cependant démontré l'existence de procédés micro-évolutif, amenant les individus à répondre progressivement à une modification de leur environnement (Berteaux et al. 2004), ce qui est plutôt encourageant. Néanmoins, si la plasticité reste la réponse la plus commune parmi les études de cas réalisées à ce jour, on peut se poser des questions sur l'avenir de ces populations (Parmesan 2006; Barnosky et al. 2011; Hoffmann & Sgrò 2011).

1.3.2.3 Vers une 6^{ème} extinction de masse ?

Lorsqu'on considère le contexte général de l'augmentation de la population humaine, de l'utilisation croissante des ressources correspondantes, et de la fragmentation continue des habitats, le réchauffement actuel est d'une telle ampleur et d'une telle rapidité, qu'il se pourrait que nous soyons à l'aube d'une nouvelle transition climatique globale. La dernière en date étant la transition de l'ère glaciaire à l'ère interglaciaire il y a 12000ans. Ce type de transition climatique a souvent été associé à des bouleversements majeurs des écosystèmes, menant à des extinctions massives. Un certain nombre de retards dans l'adaptation des espèces aux modifications du climat ont déjà été constatés (Devictor et al. 2008, 2012), et ne sont pas de bon augure. De même, les taux actuels et prédits d'extinctions d'espèces varient entre 10% au niveau global et entre 5 et 30% au niveau local et régional (Thomas et al. 2004; Maclean & Wilson 2011). Il est par exemple supposé atteindre 20% d'ici 2080 chez certaines espèces comme les lézards dont la capacité d'adaptation et de dispersion sont limitées (Sinervo et al. 2010). Barnosky et al. (2012) entrevoient donc la possibilité d'une 6^{ème} extinction de masse dans un futur proche. Un des enjeux de ce siècle est donc la compréhension des liens souvent complexes qui unissent le climat et les espèces pour pouvoir prédire de façon précise les modifications futures des populations animales et végétales dans un but d'atténuation, de conservation ou d'accompagnement du réchauffement global (Hoffman & Sgrò 2011, Bellard et al. 2012).

1.4 Une réponse complexe aux contraintes environnementales

1.4.1 Enjeux sociétaux : Les outils du biologiste

A l'heure actuelle, nous sommes conscients d'un grand nombre de phénomènes induits par le climat. Le principal défi associé aux changements climatiques consiste à développer des modèles capables de prédire les réponses des systèmes naturels, notamment en termes de changement d'aire de répartition et de risque d'extinction, à ces modifications d'une composante majeure de leur environnement (Hulme 2005; Berteaux et al. 2006; Sutherland 2006). Jusque-là, la plupart des modèles se sont attaché à décrire les niches écologiques correspondant à chaque espèce et aux déplacements de ces niches dans l'espace en fonction du climat (Guisan & Thuiller 2005; Lavergne et al. 2010). Ce type de modèle, appelés modèles de niche climatique, est très utile pour prédire la future distribution géographique d'une espèce comme l'ensemble des aires où les futures conditions seront identiques à celles qui caractérisent leur aire de répartition actuelle (Thomas et al. 2004; Bellard et al. 2012). Cependant, ces modèles n'apportent pas d'informations sur les mécanismes conduisant à ces réponses. L'approche mécaniste a été développée plus récemment (Saether et al. 2004; Hulme 2005; Sutherland 2006), freinée principalement par le manque de données à long terme nécessaires pour ce type d'étude. Cette approche permet de comprendre, au cas par cas, les mécanismes d'action du climat sur la démographie des espèces et leur réponse à une modification importante de leur environnement. Par ailleurs, l'interaction entre la démographie et le climat a été peu étudiée jusqu'ici ; on connaît notamment assez mal le lien entre les effets du climat et les processus démographiques qui façonnent le taux de croissance des populations (mais voir Gaillard et al. (2013) pour une étude des effets climatiques sur les processus démographiques chez le chevreuil).

En somme, il est essentiel de comprendre de quelle façon l'environnement limite les populations pour pouvoir prédire ensuite les conséquences d'une augmentation de la variabilité environnementale sur cette même population (Saether 1997). En effet, la variabilité de la réponse aux changements climatiques varie fortement d'une espèce à une autre, aussi bien dans le sens de la relation qu'en intensité (Coulson et al. 2000; Morris et al. 2008; Barbraud et al. 2011). Il est donc essentiel d'approfondir ce champ de recherche pour déterminer plus précisément les liens entre climat et dynamique de population, mais aussi pour caractériser les espèces ayant des réponses similaires et établir ainsi des gradients de réponse selon les stratégies biodémographiques des espèces. Sachant qu'une même espèce

située dans des environnements contrastés peut réagir de façon antagoniste à une même variable climatique (Ginnett & Young 2000), il est nécessaire de commencer par une approche proximale, au niveau local, avec un suivi à long terme des populations couplé à des données climatiques précises (Lepetz et al. 2009, Martinez-Jauregui et al. 2010). Cette approche peut être complétée par la projection de la dynamique des populations selon les scénarii climatiques les plus probables proposés par les climatologues (Jenouvrier et al. 2009).

1.4.2 Traits d'histoires de vie et contraintes environnementales

1.4.2.1 Rappel théorique : compromis individuels

Les traits d'histoire de vie comme le taux de reproduction, l'âge à la première reproduction ou l'espérance de vie décrivent le cycle de vie des individus dans une population donnée d'une espèce donnée (Ricklefs & Miller 2005). Ils permettent de répondre aux questions comme quand se reproduire pour la première fois (âge et taille à la maturité sexuelle) ? Combien de fois se reproduire dans sa vie (itéroparité ou semelparité) ? Combien de descendants et quels descendants produire par occasion de reproduction (taille de portée, taille des descendants, sex-ratio) ? Ou encore à quel moment partir (dispersion, migration) ?

L'évolution des traits d'histoire de vie implique des compromis entre des demandes contradictoires ou en compétition pour des variables comme l'énergie ou les ressources (Cody 1966; Williams 1966). Deux grands exemples sont les compromis entre l'âge et la taille à la maturité sexuelle ou entre l'allocation à la reproduction et la survie. En effet, le principe de la sélection sexuelle conduisant les individus à maximiser leur valeur sélective (ou fitness) pour répandre leur génotype dans la population, il est intéressant pour un individu de produire un grand nombre de jeunes de bonne qualité tout en ayant une longévité importante. Cependant, l'énergie à allouer aux différents paramètres démographique n'est pas infinie. De même la quantité de ressources disponibles pour les individus est limitée. De ce fait, les choix faits par les individus vont tendre à maximiser leur valeur sélective dans un environnement donné, et une modification de ce compromis va modifier leur valeur sélective. Par exemple, produire beaucoup de jeunes est très coûteux en énergie et conduit à réduire les chances de survie à long terme d'un individu. Au contraire, minimiser le risque de mourir ne permettra pas de

produire beaucoup de jeunes à la fois. Il existe cependant des contraintes phylogénétiques limitant la capacité d'investissement des individus dans l'une ou l'autre des fonctions vitales. Par exemple, certaines espèces sont contraintes à produire un seul jeune ce qui va donc limiter la capacité des individus à investir dans la reproduction. Dans le contexte du changement climatique, les individus doivent faire face à un stress environnemental accru et vont ainsi devoir « choisir » la stratégie la plus adaptée (il est cependant important de noter que dans les milieux les plus extrêmes, le changement climatique peut avoir tendance à diminuer ce stress environnemental en réduisant par exemple les écarts quotidiens de température dans les milieux nordiques).

La théorie de la canalisation (sensu Waddington 1957) prédit que les génotypes (processus développementaux) des individus soumis à la sélection naturelle révèlent une certaine résistance aux perturbations environnementales et génétiques, qui permet de produire un phénotype constant en dépit des effets environnementaux ou génétiques. Ainsi, Stearns & Kawecki 1994 ont montré que la canalisation des traits d'histoires de vie augmentait avec leur impact sur la fitness. On s'attend donc à ce que les traits d'histoire de vie qui affectent le plus le taux de croissance de la population soient canalisés contre les variations environnementales (comme les changements de températures). Par exemple chez les ongulés et les petits mammifères, la survie adulte est le paramètre le plus susceptible de faire varier le taux de croissance de la population mais c'est aussi celui qui a la variabilité temporelle la plus faible (Gaillard & Yoccoz 2003).

1.4.2.2 Variabilité interspécifique : stratégies d'histoire de vie

L'ensemble des traits d'histoires de vie d'une espèce permet de définir les stratégies d'histoire de vie. La plupart du temps, il existe des corrélations entre ces traits, et de manière générale, si un individu investit beaucoup dans la reproduction, sa survie s'en verra diminuée, et inversement. Les stratégies d'histoires de vies sont également contraintes le long d'un gradient lent-rapide (Gaillard et al. 1989) qui permet de classer les espèces des stratégies les plus 'lentes' - avec un âge à la maturité sexuelle tardif, une longévité importante et un jeune produit par an environ - jusqu'aux espèces dites 'rapides' – avec une maturité sexuelle précoce, un grand nombre de jeunes produits à chaque occasion de reproduction et une durée de vie très courte. La vitesse du cycle de vie est souvent caractérisée par le temps de génération de la population.

Le changement climatique introduit une variabilité temporelle dans la survie et la fécondité des individus qui peut modifier les effectifs et le taux de croissance de la population (on peut relier le taux de croissance d'une population à la fitness moyenne des individus de cette population, Fisher 1930). Ainsi, selon les stratégies démographiques des espèces, la réponse à ses variations peut être différente. Morris et al. (2008) et Tuljapurkar et al. (2009) ont démontré une relation négative entre la longévité d'une population et la sensibilité de son taux de croissance à des variations temporelles fortes de la survie et de la fécondité. Ainsi, les espèces à courte durée de vie sembleraient plus sensibles aux variations climatiques que les espèces longévives (cycle de vie plus lent). Les stratégies démographiques des espèces vont donc déterminer la capacité, mais aussi la manière de répondre aux changements climatiques.

1.4.2.3 Variabilité intraspécifique

Les différentes réponses aux variations environnementales ne s'arrêtent cependant pas à l'échelle de l'organisation biologique entre espèces. En effet, le climat varie de manière prévisible (saisons) et imprévisible (événements extrêmes) à la fois dans le temps mais aussi dans l'espace. Une même espèce pourra donc réagir différemment selon la latitude à laquelle elle se situe (Martinez-Jauregui et al. 2010). De même, les individus nés avant les années 80 vont être soumis à des contraintes environnementales différentes des individus nés dans les années 2000 à cause des changements climatiques actuels comme par exemple l'augmentation des phénomènes extrêmes (Réale et al. 2000), ce qui peut avoir des répercussions importantes sur les traits d'histoire de vie (Gaillard et al. 1997 ; Post et al. 1997 ; Pettorelli et al. 2002). Les individus nés une mauvaise année auront de moins grandes chances de survie et mettront généralement plus longtemps avant de se reproduire que les individus nés dans des conditions favorables (Albon et al. 1987; Gaillard et al. 1997).

D'autre part, au sein d'une même population, la compétition pour les ressources commence quand ces dernières ne sont pas en quantité suffisante par rapport au nombre d'individus qui en dépendent. L'énergie et le temps passés à la recherche et à la compétition pour la nourriture prend alors le pas sur la maintenance et la reproduction des individus, et le taux de croissance de la population a tendance à diminuer (Bonenfant et al. 2009). Ces phénomènes de régulation de la population dits densité-dépendants peuvent interagir avec le climat et ainsi amplifier ou tamponner ses effets sur la dynamique des populations (Clutton-Brock et al. 1991 ; Saether 1997 ; Boyce et al. 2006).

A un niveau de détail encore supérieur, la réponse aux modifications de l'environnement peut varier entre les individus d'une même population. La capacité de se reproduire, mais aussi de survivre d'une année sur l'autre varie au cours de la vie d'un individu (Levitis et al. 2011). La survie augmente généralement avec l'âge dans lors du développement, c'est ce que Levitis et al. (2011) appellent l'ontogénescence. Le succès reproducteur augmente aussi en général avec l'âge ou l'expérience des mères. Vient ensuite un déclin progressif des performances avec l'âge, qui diminue généralement la capacité de réaction des individus aux facteurs de stochasticité environnementale : la sénescence. Les individus les plus jeunes et les plus âgés sont donc généralement plus sensibles aux variations environnementales que les individus adultes (prime-age).

1.4.3 A quelle échelle se placer ? Quelles variables utiliser ?

1.4.3.1 Les indices locaux et globaux

La plupart des études sur les effets du climat utilisent deux approches : une approche locale qui lie les données à long terme de suivi des populations aux variables climatiques relevées à proximité (précipitations, températures, enneigement) ; et une approche globale qui utilise des indices synthétiques du climat à grande échelle. Un troisième type d'approche, l'approche expérimentale, s'applique également dans le cas d'espèces facilement manipulable ou dont l'environnement peut être modifié aisément (chez les plantes, les bactéries ou les micromammifères par exemple). Dans les milieux de montagne on utilise par exemple l'Oscillation Nord-Atlantique (NAO) qui est particulièrement bien corrélé aux conditions hivernales aux hautes latitudes (Hurrell 1995). L'Oscillation Nord-Atlantique est un va et vient des masses d'air (différences de pression) au-dessus des régions arctiques et vers la ceinture subtropicale. Ce va et vient a pour conséquence des changements de pressions au sol (quand elle est moins élevée aux pôles, elle l'est beaucoup plus vers la ceinture subtropicale), des variations des vents d'ouest et des influences sur le climat (températures et précipitations) tout autour du bassin atlantique et plus particulièrement sur l'Europe. On la caractérise par l'indice NAO qui mesure la différence de pression entre l'Islande et les Açores, de décembre à mars pour le NAO d'hiver. Quand ce dernier est positif, l'hiver est doux et chaud dans le nord de l'Europe et plutôt froid et sec au Canada ; et inversement quand le NAO est négatif.

Ce type d'indice semble souvent mieux prédire l'effet du climat sur les populations étudiées que les données locales (Hallett et al. 2004; Stenseth & Mysterud 2005). Il a donc été utilisé dans la plupart des études sur les effets du climat, en ayant l'avantage de synthétiser les effets du climat en une seule variable. De nombreux effets du NAO ont été montrés sur les populations d'herbivores de montagne. Le NAO explique par exemple jusqu'à 24% de la variation interannuelle des effectifs de bœufs musqués et jusqu'à 16% chez le caribou au Groenland (Forchhammer et al. 2002). Le NAO est également associé à des variations de masse corporelle (Loison et al. 1999; Mysterud et al. 2001), de fécondité (Forchhammer et al. 2001) et de survie (Coulson et al. 2001; Forchhammer et al. 2001). Un des avantages de ce type d'indice serait de pouvoir généraliser et comparer les effets du climat à très large échelle. Cependant, les mécanismes précis d'action du climat sur la dynamique de population des espèces ne peuvent se déterminer qu'au niveau local. De plus, certaines études ne trouvent aucun effet de cet indice car il n'est pas forcément représentatif du climat à tous les coins du globe (Wang et al. 2002).

Les approches locales et globales semblent donc complémentaires, les indices globaux permettant de caractériser la réponse des espèces à plus grande échelle et les variables locales de manière plus précise, mais le débat continue entre ces deux approches (Martínez-Jauregui et al. 2009). D'autres types d'indices synthétiques (« weather packages ») peuvent également être utilisés comme les combinaisons linéaires de variables climatiques locales. Cette méthode permet de sélectionner les variables qui ont potentiellement le plus d'impact sur les populations focales (Stenseth & Mysterud 2005).

1.4.3.2 Le NDVI : une mesure du couvert végétal

Pour déterminer les effets du climat sur les herbivores alpins, il est nécessaire de pouvoir caractériser le couvert végétal. En effet, celui-ci détermine la disponibilité des ressources alimentaires et limite donc la dynamique des populations. Le « Normalized Difference Vegetation Index » (ou NDVI) est une mesure satellite du couvert végétal, qui utilise la réflectance de la lumière dans les bandes rouges ou infrarouges en fonction de la présence de chlorophylle (Tucker et al. 1991). En effet, la chlorophylle absorbe la lumière rouge. Les valeurs du NDVI sont comprises en théorie entre -1 et +1, les valeurs négatives correspondant aux surfaces autres que les couverts végétaux, comme la neige, l'eau ou les nuages, pour lesquelles la réflectance dans le rouge est supérieure à celle du proche

infrarouge. Pour les sols nus, les réflectances étant à peu près du même ordre de grandeur dans le rouge et le proche infrarouge, le NDVI présente des valeurs proches de 0.

De nombreux indices NDVI ont été construits pour caractériser la croissance végétale (Pettorelli et al. 2005b). Simard et al. (2010) ont ainsi relié le taux de lactation des femelles du cerf de virginie (*Odocoileus virginianus*) au NDVI en mai, un indicateur de la production végétale. Parmi ces indices, on retiendra notamment l'utilisation du NDVI en avril comme une mesure du déneigement en montagne (Pettorelli et al. 2007) qui permet de caractériser de manière précise la période de reprise de la végétation. Le NDVI permet en somme d'approcher la qualité et les caractéristiques du couvert végétal local sans mener d'étude détaillée de celles-ci sur le terrain. A l'image du NAO, cette mesure globale permet de comparer facilement les effets entre espèces, le tout étant d'utiliser les bons indices (Pettorelli et al. 2005b).

1.5 le milieu de montagne : un milieu fortement contraint

1.5.1 Un milieu en pleine mutation au climat rigoureux

Le milieu de montagne est un écosystème particulier qui occupe environ 40 % du territoire Européen et 20% du territoire français. Ce milieu est caractérisé par des hivers froids et des étés frais et humide. Les saisons sont donc très marquées avec de grandes amplitudes thermiques quotidiennes, et la température y est de plus en plus basse à mesure que l'on monte en altitude. L'agriculture et plus particulièrement l'élevage constituait la principale activité économique du siècle dernier. Cependant, ce milieu a subi de nombreuses mutations. La déprise agricole depuis la fin des années 1940 a progressivement fermé le paysage qui, par endroit, est passé de prairies à broussailles pour progressivement devenir ligneux (plutôt forestier). Le paysage a continué sa transformation avec le développement plus récent des activités touristiques comme les stations de ski, qui ont plutôt tendance à dégrader les milieux naturels, en parallèle du développement de l'écotourisme et des Parcs Nationaux qui sont eux tournés vers leur conservation. Les plans de chasse et la disparition des grands prédateurs comme le loup ont également modifié fortement la dynamique des grands herbivores de montagne (Loison et al. 2003), espèces emblématiques jouissant d'une forte valeur patrimoniale. Enfin, les milieux de montagne sont *a priori* très sensibles aux changements climatiques. En effet, les montagnes constituent une barrière physique qui limite l'expansion

des aires de répartition des espèces spécialistes de ces milieux (La Sorte & Jetz 2010; McCain & Colwell 2011; Johnston et al. 2012). La communauté d'espèces alpines est donc contrainte de s'adapter à ces changements régionaux puisque son déplacement n'est pas envisageable, comme c'est le cas du pika américain (Galbreath et al. 2009).

1.5.2 Une saisonnalité très marquée

1.5.2.1 Saison de croissance et saison limitante structurent les populations

Les espèces de montagne occupent un environnement très saisonnier et doivent faire face à des phénomènes environnementaux périodiques qui règlent le fonctionnement démographique de leurs populations. Les saisons sont très marquées avec une saison favorable courte (au printemps) et une saison défavorable (l'hiver) durant laquelle la plupart des ressources sont indisponibles. Les facteurs environnementaux ont tendance à limiter la fécondité des espèces à une courte période de l'année où les ressources alimentaires sont disponibles (Saether 1997). Ces facteurs jouent également un rôle important pendant la saison hivernale à travers la capacité de survie des individus. L'effectif des populations de bouquetin des Alpes (*Capra ibex*) diminue les années où le couvert neigeux est très épais, en particulier quand la densité de population est élevée (Jacobson et al. 2004). On retrouve ainsi un lien fort entre le climat actuel ou à la naissance et la survie et la reproduction chez un grand nombre d'espèces (Albon et al. 1987; Gaillard et al. 1997; Loison & Langvatn 1998; Post & Stenseth 1999; Jacobson et al. 2004; Novoa et al. 2008; Ozgul et al. 2010).

Le climat va alors agir de manière directe ou indirecte sur la démographie des espèces. Les conséquences directes du climat sont plus difficiles à observer, mais certaines espèces peuvent être directement affectées par la température ou les contraintes physiques qui contraignent leur physiologie. Par exemple le bouquetin des Alpes (*Capra ibex*) est fortement contraint par les températures estivales qui l'obligent à réduire sa période d'activité pendant les heures les plus chaudes et à se déplacer en altitude pour rechercher la fraîcheur (Aublet et al. 2009). De même, la neige a un effet direct sur les animaux en limitant leur accès aux ressources alimentaires et leurs déplacements (D'Eon 2001; Grignolio et al. 2004; Jacobson et al. 2004).

Les effets indirects sont plus nombreux et passent notamment par la qualité et la disponibilité des ressources alimentaires. La température estivale, par exemple, détermine de

concert avec les précipitations la qualité de la végétation ainsi que la durée de la saison de croissance végétale; qui vont elles-mêmes déterminer la croissance des femelles et l'énergie qu'elles pourront allouer à la reproduction (Langvatn et al. 1996). De même, les précipitations l'année précédente diminuent le succès reproducteur des spermophiles à manteau doré (Kneip et al. 2011). Pettorelli et al. (2005a) ont montré chez le cerf élaphe que des printemps chauds et une forte productivité végétale tôt dans la saison avaient un fort effet positif sur la masse corporelle des animaux. De la même façon, de mauvaises conditions hivernales peuvent jouer sur la condition corporelle, ce qui aura des répercussions indirectes souvent néfastes sur la reproduction l'année suivante (Novoa et al. 2008; Hufnagl et al. 2010; Simard et al. 2010).

D'une manière générale, les espèces alpines sont déjà contraintes par la saisonnalité de l'environnement. Cependant, le changement climatique induit une modification durable et de forte magnitude de l'environnement à laquelle les espèces vont devoir faire face.

1.5.2.2 Les changements climatiques et l'accentuation de la saisonnalité

Dans le contexte du réchauffement climatique, on peut s'attendre à ce que cette saisonnalité soit encore plus marquée en montagne. L'augmentation des températures a deux conséquences majeures dans ces écosystèmes: la diminution des précipitations neigeuses et la fonte accélérée de la neige au printemps. La neige est un élément important du climat alpin et le manteau neigeux est plutôt appelé à diminuer (Beniston et al. 2003; Laternser & Schneebeli 2003), avec des fortes chutes de neige de plus en plus ponctuelles (Beniston et al. 2011). De la même façon, la fonte accélérée de la neige au printemps va permettre à la végétation de reprendre de manière plus rapide et ainsi avancer la date de début de la saison favorable. Globalement, la saison froide est moins longue avec l'avancée du printemps (GIEC 2007).

Ces phénomènes sont susceptibles de modifier la dynamique des ressources disponibles pour les herbivores (Theurillat & Guisan 2001), mais aussi la chronologie d'accès à ces ressources. Par exemple, l'apparition précoce de sol déneigé augmente fortement le succès reproducteur du lagopède alpin (*Lagopus muta*) qui niche au sol (Novoa et al. 2008). La précocité de la végétation au printemps va également permettre aux femelles de rapidement améliorer leur condition corporelle avant la reproduction, et ainsi de produire des jeunes de meilleure qualité (Ozgul et al. 2010). Mais d'un autre côté, si la température augmente durant toute la saison printanière, elle augmente aussi en été. La saison de croissance commence donc plus tôt, mais l'augmentation continue des températures jusqu'en

été peut rapidement « griller » la végétation et la rendre moins digestible et de moins bonne qualité nutritionnelle pour les herbivores qui en dépendent (Pettorelli et al. 2007). De plus, la présence de neige influence positivement la qualité de la végétation les mois suivants, pendant la saison de croissance (Merrill & Boyce 1991). Les fortes chaleurs tardives sont donc potentiellement un frein à l'accumulation de réserves avant la saison hivernale, ce qui risque de diminuer les chances de survie pendant cette saison défavorable. De la même façon, les fortes chaleurs ne sont en général pas non plus bien supportées par les mammifères alpins dont les adaptations au froid (épaisse fourrure, forte masse corporelle) peuvent être un handicap par temps chaud (Aublet et al. 2009). Lors d'une sécheresse intense en 2003, la mortalité des jeunes mouflons (*Ovis gmelini*) de Caroux-Espinouse (sud de la France) a ainsi augmenté de 15% (Garel et al. 2004). Les conséquences de ces changements climatiques sur plusieurs traits d'histoire de vie (masse corporelle, survie, fréquence de reproduction, succès reproducteur) des herbivores de montagne sont donc potentiellement importantes, mais peuvent différer selon les caractéristiques biologiques des espèces.

1.5.3 Des espèces adaptées à leur milieu

Les bonnes connaissances associées à la disponibilité des données sur les populations d'herbivores, fait de la communauté d'herbivores alpins un modèle de choix pour étudier les effets du climat. Les espèces vivant dans les milieux de montagne sont adaptées aux conditions difficiles et à la forte saisonnalité de ce milieu. L'hiver, ou saison défavorable, est une saison particulièrement limitante pour ces espèces car il fait très froid, particulièrement en altitude (la température diminue de 0.5 à 1°C tous les 100m). Trois tactiques ont donc évolué pour survivre à la rigueur de l'hiver: la migration, l'hibernation et la résistance (Marchand 1987, Figure 3). La migration concerne les oiseaux, mais aussi de nombreux ongulés comme le caribou, certaines chauves souris et beaucoup d'insectes, qui se sont donc adaptés à couvrir de grande distance pour rallier des milieux plus favorables pendant l'hiver car leur ressource principale n'est plus disponible durant cette période. L'hibernation est une autre tactique qui consiste à ralentir son rythme biologique pour économiser de l'énergie durant la pénurie de ressources. Elle est exprimée par quelques mammifères homéothermes (au sang chaud), mais aucun oiseau. Les autres espèces restent actives toute l'année dans le même milieu et ont développé des tactiques de résistance au froid. Afin de maintenir leur température corporelle, ces dernières vont donc par exemple rester pendant de longues périodes dans le couvert

végétal ou dans des terriers sous la neige (comme les lemmings, les campagnols à dos roux ou les belettes à longue queue), se blottir les uns contre les autres pour se réchauffer par conduction passive (campagnols à dos roux, castors), ou encore augmenter leur isolation thermique via un pelage d'hiver plus conséquent (pour les espèces de plus grande taille comme les ongulés de montagne ou les petits carnivores comme le renard roux).

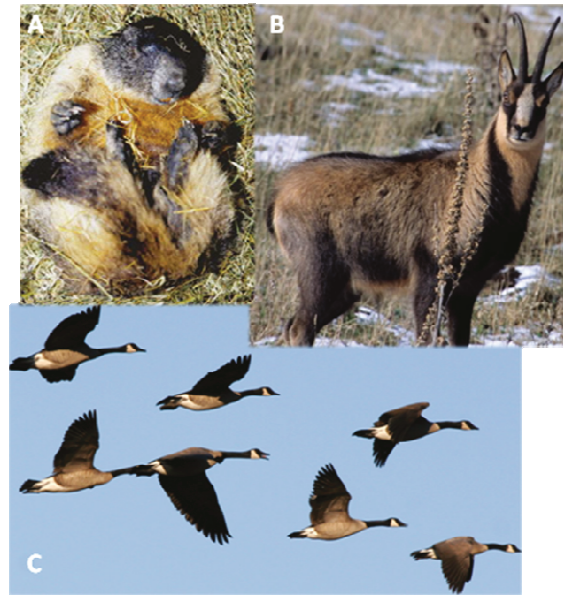


Figure 3 : Adaptations au froid : A. hibernation (Marmotte alpine, *Marmota marmota*), B. résistance grâce à un pelage d'hiver épais (Chamois, *Rupicapra rupicapra*), C. migration (Bernache du Canada, *Branta canadensis*).

Par conséquent, les espèces de montagne ont développé un grand nombre de stratégies d'histoires de vie qui ont évolué avec leur milieu. La plupart ont par exemple une croissance corporelle lente et un faible nombre de jeunes produits. Cependant, face au réchauffement global, ce milieu est progressivement modifié et la réponse des individus va être fortement influencée par les traits d'histoire de vie caractérisant l'espèce. Les espèces alpines ont toujours été contraintes par des conditions climatiques très limitantes: seront-elles par conséquent plus résilientes aux changements que les espèces des milieux tempérés ?

1.5.4 Le cas de la marmotte alpine : objectifs de thèse

Dans ce contexte de réchauffement global, les milieux alpins et plus particulièrement les herbivores spécialistes de ces milieux sont un modèle d'étude de choix pour comprendre

les mécanismes affectant les traits d’histoire de vie et les stratégies biodémographiques des espèces dans un environnement variable. Cette thèse s’articule donc autour d’une espèce emblématique des Alpes françaises: la marmotte alpine (*Marmota marmota*). Ce mammifère herbivore de taille moyenne a, pour sa taille, une longévité importante qui peut atteindre 16 ans en milieu naturel. La marmotte alpine est particulièrement intéressante pour ce type d’étude. D’abord, sa longévité importante a permis d’instaurer un suivi à long terme de la population depuis plus de 20 ans au niveau individuel. Ce type de suivi est essentiel aux analyses des mécanismes liant climat et démographie (Lepetz et al. 2009). Par ailleurs, la marmotte alpine a développé des traits d’histoires de vie particuliers, comme la socialité ou l’hibernation, pour s’adapter aux conditions environnementales extrêmes des milieux alpins (Barash 1974). Ces particularités peuvent profondément influencer la réponse des individus à une modification de leur environnement. Du fait de l’existence d’une hibernation obligatoire, on s’attend à ce que les conditions hivernales aient un faible impact sur les performances démographiques de la marmotte alpine. Au vu des effets récents du climat rapportés chez la marmotte à ventre jaune (*Marmota flaviventris*) en Amérique du Nord (Ozgul et al. 2010, Tableau 1), on s’attend par contre à ce que la saison de reproduction, et particulièrement les conditions au printemps juste après l’émergence de l’hibernation, soient critiques pour la marmotte alpine qui passe la saison de reproduction à accroître sa masse corporelle pour survivre à l’hiver et initier la reproduction au printemps suivant.

Tableau 1 : Récapitulatif simplifié des principaux effets du climat observés chez une population de marmotte à ventre jaune (Ozgul et al. 2009, Ozgul et al. 2010).

Variable	Sens de la relation
Masse corporelle	↗
Date de sevrage des jeunes	Plus tôt au printemps
Effectif	↗

L’objectif général de cette thèse sera de quantifier le rôle des variables climatiques locales (température, précipitations, enneigement) et globales (NAO) sur les performances démographiques (survie et reproduction) et la qualité phénotypique (masse corporelle) de la marmotte alpine, un mammifère de taille moyenne, social et hibernant. En effet, la compréhension des mécanismes par lesquels les facteurs climatiques influencent la dynamique des populations nécessite de quantifier les variations, dans le temps et l’espace, des paramètres démographiques qui gouvernent le fonctionnement de ces populations.

Cette approche permettra de répondre aux questions suivantes :

- a. dans quelle mesure les paramètres démographiques sont-ils influencés par le climat chez la marmotte alpine,
- b. quels sont les mécanismes à l'origine de ces variations démographiques et quel est l'avenir de cette population,
- c. Comment la physiologie et l'écologie d'une espèce influencent-ils la réponse aux changements climatiques des individus la constituant, et comment cette réponse varie-t-elle entre espèces en fonction des stratégies d'histoire de vie ?

Chaque chapitre se présente sous forme d'article déjà publié ou en cours de publication. Les chapitres 1, 3 et 4 abordent les différents effets du climat sur la performance démographique et la qualité phénotypique des individus. Le chapitre 2 apporte un point de vue complémentaire sur la notion d'hétérogénéité individuelle par le biais de la sénescence différentielle de la masse corporelle selon le sexe. Au cours de ce travail, nous aborderons également l'importance de l'approche globale vis-à-vis des variables climatiques locales et nous comparerons la réponse de la marmotte alpine à celle de la marmotte à ventre jaune. Par ailleurs, la marmotte alpine vit en sympatrie avec d'autres espèces animales comme le Bouquetin des Alpes (*Capra ibex*) et le chamois (*Rupicapra rupicapra*). Le dernier chapitre de ce manuscrit aborde les effets du climat sur plusieurs populations de bouquetin des Alpes dans le but d'entamer une réflexion sur la comparaison interspécifique des réponses aux changements climatiques et du rôle des stratégies d'histoire de vie dans ces réponses.

SITE ET ESPECE D'ETUDE

1.1 la marmotte alpine

1.1.1 Description et habitat

La marmotte alpine (*Marmota marmota*) est un mammifère terrestre de taille moyenne qui fait partie de la famille des écureuils terrestre (dont il est le représentant de plus grande taille) et constitue l'une des 14 espèces du genre *marmota* réparties entre le continent Américain (6 espèces) et Eurasien (8 espèces) (Figure 4).



Figure 4 : Marmotte alpine (juvénile) de la population de la Grande Sassièrre (Alpes Françaises), marquée à l'oreille droite avec une bague métallique. Crédit photo : Marie-Léa Travert.

Embranchement: Vertébrés
Classe: Mammalia
Ordre: Rodentia
Sous-ordre: Protogomorpha
Super-famille: Sciuroidea
Famille: Sciuridae
Sous-famille: Sciurinae
Tribu: Marmotini
Sous-tribu: Marmotina
Genre: *Marmota*
Espèce: *marmota*

Son aire de répartition couvre une grande partie de l'arc alpin et s'étend sur plusieurs pays européens dont la France, l'Italie, la Suisse, l'Allemagne, l'Autriche et la Slovénie (Ramousse et al. 1999). On la trouve principalement dans les pelouses alpines et subalpines entre 800 et 3000m d'altitude (Allainé et al. 1994). La marmotte alpine est principalement herbivore, elle se nourrit d'une grande variété de plantes de prairies et de racines selon la disponibilité alimentaire saisonnière. Quelques cas de carnivorie ont été constatés sur des chenilles ou des œufs d'oiseaux nichant au sol (Barash 1975).

A l'âge adulte, la marmotte alpine pèse entre 2 et 6 kg, et mesure entre 45 et 68cm. Sa durée de vie moyenne est d'environ 7ans, pour une espérance de vie maximale supérieure à 15ans (le plus vieil individu observé à ce jour dans la population d'étude est âgé de 16ans). Elle atteint sa maturité sexuelle à l'âge de deux ans et produit entre 1 et 7 jeunes une fois par an. La marmotte alpine se reconnaît à son pelage de couleur brune et à la présence de plaques orangées sur le dos et le ventre, qui peut aussi être beige. Le museau est marron avec une tache blanche entre le museau et l'œil et ses oreilles sont de petite taille. Sa silhouette est assez massive avec des pattes courtes et une queue brune assez longue et touffue, à l'extrémité noire.

1.1.2 Cycle de vie et reproduction

La reproduction a lieu une fois par an, début avril à la sortie d'hibernation. La gestation dure entre 28 et 32 jours pour produire entre 1 et 7 jeunes. Les jeunes restent dans le terrier natal pendant 40 jours pendant la lactation, jusqu'au sevrage. Ils émergent ensuite du terrier maternel fin juin. Les animaux passent la saison favorable (avril à septembre) à accumuler suffisamment de réserves corporelles pour survivre à l'hibernation et initier la reproduction l'année suivante (Kortner & Heldmaier 1995). L'hibernation commence mi-octobre et se termine début avril l'année suivante (Figure 5).

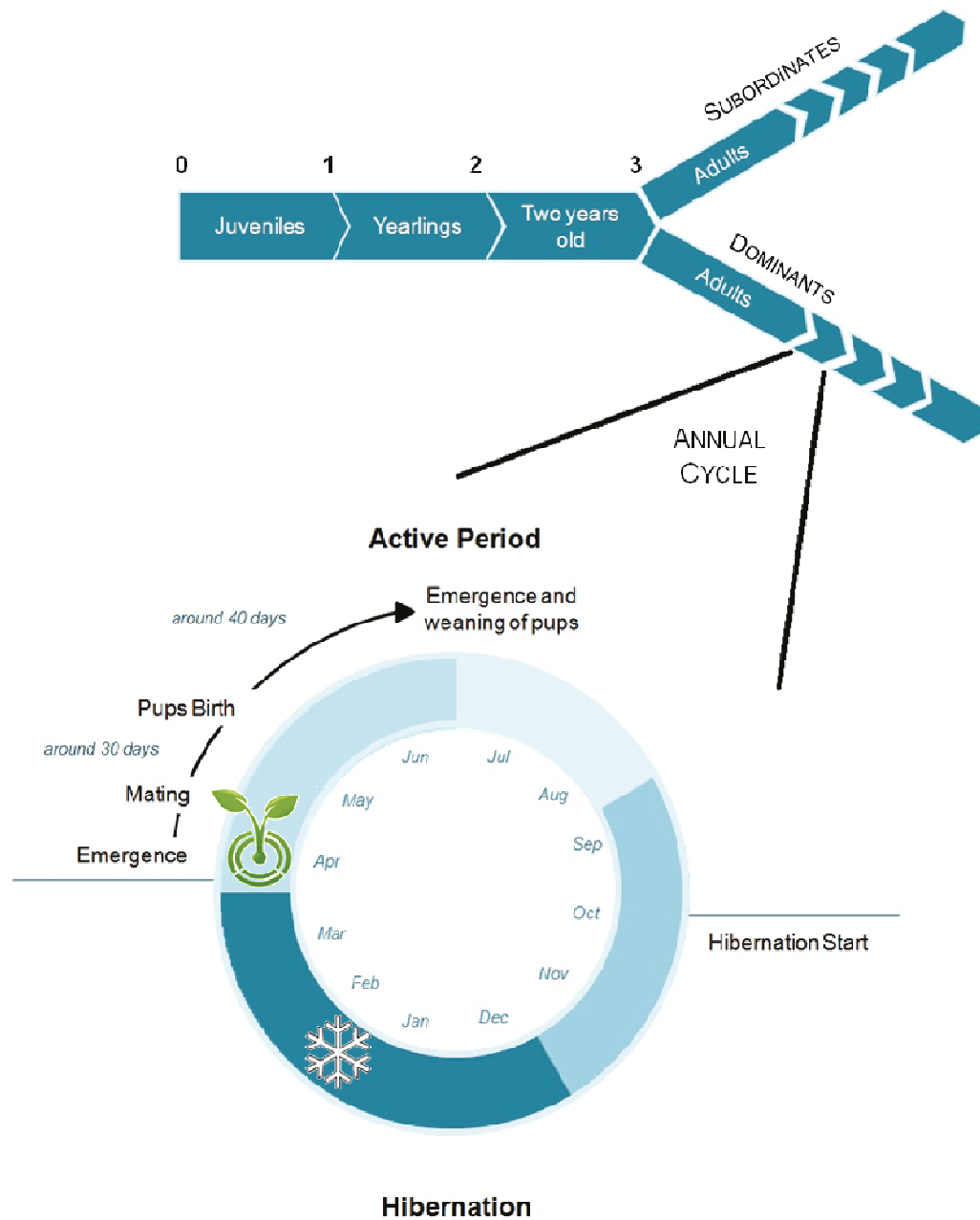


Figure 5 : Cycle de vie de la marmotte alpine : annuel (cycle) et au long de la vie (bande bleue).

1.1.3 Structure sociale

La population se divise en unités familiales typiquement composées d'un couple reproducteur, d'un certain nombre d'adultes subordonnés, de juvéniles et des jeunes de l'année. La taille du groupe varie entre 2 et 20 individus dans notre population. Très territoriale, la marmotte alpine, et principalement le couple dominant, défend son territoire tout au long de l'année contre les intrus et les challengers potentiels aspirant à la dominance. La marmotte est socialement monogame, et pratique l'élevage coopératif. Le couple dominant est supposé être le seul à se reproduire en supprimant la capacité de reproduction de ses subordonnés (Arnold & Dittami 1997 ; Hacklander et al. 2003). Malgré tout, des copulations hors couples ont été constatées dans cette population (Cohas et al. 2006). Les soins allo-parentaux sont principalement exprimés pendant l'hibernation, par le biais des helpers (voir paragraphe suivant). Les individus adultes utilisent également des cris d'alarmes pour signaler la présence de prédateurs. La maturité sexuelle est atteinte à l'âge de deux ans. Les individus matures peuvent alors soit disperser pour devenir dominants sur un territoire différent, retarder la dispersion une ou plusieurs années en restant subordonné sur leur territoire natal ; ou bien hériter de la dominance dans leur territoire natal. Entre 1990 et 2010, environ 25% des individus (mâles et femelles) sont devenus dominants dans notre population.

1.1.4 Hibernation

La marmotte alpine hiberne de mi-octobre à début avril (environ 200 jours, mais cela peut varier avec l'altitude) dans un terrier partagé par les membres d'une même famille. Le terrier ou hibernaculum est d'abord rempli de paille, puis l'entrée est bouchée avec de la terre, des graviers et des fèces avant de débiter l'hibernation (Kortner & Heldmaier 1995).

Le métabolisme de la marmotte alpine est alors fortement ralenti pour préserver ses fonctions vitales et augmenter ses chances de survie durant l'hiver. Durant l'hibernation, les individus alternent des phases de torpeur (métabolisme ralenti) et d'euthermie (phases de réveil). Pendant la torpeur, la température corporelle descend jusqu'à 5°C (contre 38°C hors hibernation) et le rythme cardiaque ralenti à environ 30 battements par minute (contre 190 battements/min hors hibernation). Les phases d'euthermie durent entre 24 et 50 heures et sont réparties à intervalles plus ou moins réguliers (Arnold 1988). Ce processus demande

beaucoup d'énergie pour augmenter les taux métaboliques mais dissipe suffisamment de chaleur pour réchauffer périodiquement le terrier et ainsi augmenter les chances de survie des plus jeunes (Allainé & Theuriau 2004). Les périodes d'euthermie représentent moins de 10% de l'hibernation mais correspondent à environ 85% des dépenses énergétiques (Arnold 1988).

Ce sont principalement les subordonnés mâles, appelés helpers, qui sont chargés de réchauffer le terrier en initiant les phases d'euthermie plus tôt, afin de réchauffer passivement les individus encore torpides (Arnold 1988 ; Allainé & Theuriau 2004).

1.2 Site d'étude et suivi de la population

1.2.1 La réserve naturelle de la Grande Sassière

Le site d'étude est situé dans la réserve naturelle de « La Grande Sassière », dans le parc National de la Vanoise, dans les Alpes françaises (Figure 6). La réserve naturelle dépend de la commune de Tignes (73320) et son altitude varie entre 1850 et 3757m. Le climat est alpin avec une température moyenne assez basse, des variations journalières et annuelles importantes des températures et des précipitations marquées.

La flore est caractéristique des milieux alpins et la faune inclue des espèces emblématiques comme le chamois (*Rupicapra rupicapra*), le bouquetin des Alpes (*Capra ibex ibex*), le gypaète barbu (*Gypaetus barbatus*), l'aigle royal (*Aquila chrysaetos*) et le renard roux (*Vulpes vulpes*). Deux espèces seulement sont considérées comme prédateurs de la marmotte alpine : le renard roux et l'aigle royal. Sur le site d'étude ont été répertoriés seulement un couple de renard et un couple d'aigle pendant la période d'étude soit une pression de prédation faible.



Figure 6 : Réserve naturelle de la Grande Sassièrre (Parc National de la Vanoise, Alpes françaises), à 2300m d'altitude, en mai 2011. (Crédit photo : Marion Tafani).

1.2.2 Suivi des populations

Une vingtaine de territoires sont suivis activement (chaque année) depuis 1990 sur le plateau de la Grande Sassièrre à 2350m d'altitude. Cette population se situe donc à l'extrême « froid » du gradient d'aire de répartition de l'espèce, aux altitudes les plus élevées. Dans ce contexte, les effets du changement climatique peuvent être différents que ceux observés à plus faible altitude ou les conditions hivernales sont moins limitantes. Les territoires sont situés approximativement à la même altitude (partie « plane » du site visible sur la Figure 6) ; et sont répartis le long du chemin touristique qui traverse la réserve sur le versant exposé Nord ou Sud (Figure 7). Le versant Nord est souvent le plus long à déneiger au printemps et l'accès aux ressources alimentaires peut par conséquent être plus tardif qu'au sud (vanVuren & Armitage 1991).



Figure 7 : Répartition et délimitation des différents territoires de marmotte alpine suivis à la Grande Sassièr. Les traits rouges délimitent les territoires, les ronds rouges et noirs représentent les terriers principaux (échelle: environ 150m pour 1cm).

Chaque année, sur une période de 2 mois entre mi-avril et mi-juillet, les marmottes sont capturées, marquées, mesurées, puis relâchées sur le site d'étude. Les captures sont effectuées à l'aide de pièges à double entrée, appâtés avec du pissenlit (*Taraxacum Dandeolis*). L'animal attiré par l'appât entre dans le piège et déclenche la fermeture des portes en marchant sur la palette centrale (voir Figure 8). Les pièges sont placés à l'entrée des terriers principaux pour pouvoir connaître avec certitude la famille d'origine de chaque individu.

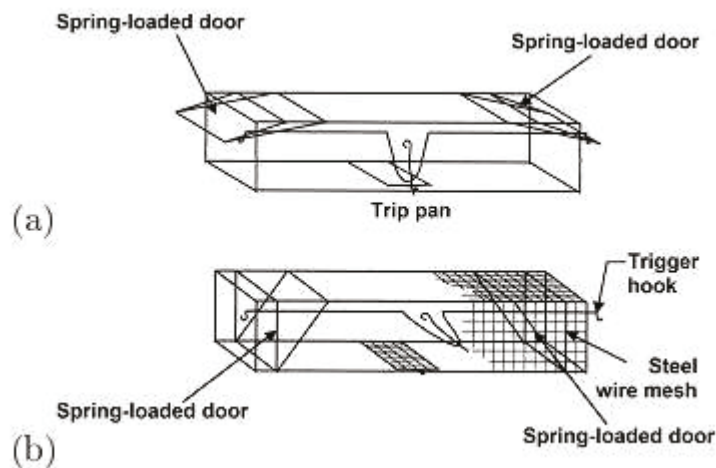


Figure 8 : Pièges à double entrée utilisés pour la capture des marmottes alpines. La marmotte avance jusqu'à la palette centrale au milieu du piège qui une fois abaissée déclenche la fermeture des portes.

Une fois capturés, les individus sont endormis à l'aide de Zolétil® (0.1ml.kg^{-1}), puis chaque individu est marqué ou recensé s'il est déjà marqué, mesuré et de nombreux échantillons sont prélevés (voir Annexe 1: fiche de capture). Les principaux échantillons sont une prise de sang, un frottis sanguin, des poils, une biopsie, des hormones (glande anale, jugale et buccale). Chaque individu est identifié par une bague métallique à l'oreille gauche pour les mâles et droite pour les femelles, ainsi qu'un transpondeur (Trovan®) inséré sous la peau à la base du cou, entre les omoplates. Les individus dominants portent en supplément une bague colorée à l'oreille ne portant pas de bague métallique. La couleur n'a pas de signification en soi mais permet d'identifier les dominants d'une même famille, permettant une meilleure visualisation des groupes et de leurs interactions.

Les juvéniles sont capturés à leur émergence entre le 15 juin et le 15 juillet chaque année. Des observations sont réalisées sur chaque territoire pour déterminer la date exacte d'émergence et capturer les marmottons dans les trois jours après l'émergence, à la main (les jeunes sont très naïfs à leur première sortie du terrier), ou à l'aide de pièges identiques aux précédents mais de plus petite taille.

CHAPITRE 1 : TAILLE DE PORTEE ET CLIMAT

Decreasing litter size of marmots over time: a life-history response to climate change?

Marion Tafani • Aurélie Cohas • Christophe Bonenfant • Jean-Michel Gaillard • Dominique Allainé. **Ecology**, *in press*.

Abstract. The way that plants and animals respond to climate change varies widely among species but the biological features underlying their actual response remains largely unknown. Here, from a 20 year long monitoring study, we document a continuous decrease in litter size of the Alpine marmot (*Marmota marmota*) since 1990. To cope with harsh winters, Alpine marmots hibernate in burrows and their reproductive output should depend more on spring conditions compared to animals that are active year-round. However, we show that litter size decreased over years because of the general thinning of winter snow cover that has been repeatedly reported to occur in the Alps over the same period, despite a positive effect of an earlier snowmelt in spring. Our results contrast markedly with a recent study on North American yellow-bellied marmots, suggesting that between-species differences in life histories can lead to opposite responses to climate change, even between closely related species. Our case study therefore demonstrates the idiosyncratic nature of the response to climate change and emphasizes, even for related species with similar ecological niches, that it may be hazardous to extrapolate life history responses to climate change from one species to another.

Marion Tafani, Aurélie Cohas, Christophe Bonenfant, Jean-Michel Gaillard and Dominique Allainé. 2013. **Decreasing litter size of marmots over time: a life-history response to climate change?** Ecology, *in press*.

1.1 Introduction

Empirical evidence of life history responses to climate change by plants and animals has been extensively reported in recent decades (Parmesan 2006). Evidence includes changes in the phenology, demography, and the geographic distribution of species living at high altitude or latitude (e.g., Ozgul et al. 2010). However, both magnitude and direction of the response to climate change vary widely among species (e.g., Morris et al. 2008). Identifying the biological mechanisms associated with a given response to climate change is required to achieve robust projections about future biodiversity changes (Sutherland 2006). For instance, both theoretical demography (Tuljapurkar et al. 2009) and empirical comparative analyses (Morris et al. 2008) suggest that short-lived species should be more sensitive to climate change than long-lived species.

Other major characteristics of a species' life cycle are expected to reduce the effects of climate change on life histories and population dynamics. Hibernation, for instance, slows the life cycle (Turbill et al. 2011) and might buffer demographic parameters against environmental changes. Hibernating species should therefore be resistant to climate change during winter, the critical season in temperate and northern ecosystems. Accordingly, a recent study carried out in the Rocky Mountains showed that the hibernating yellow-bellied marmot (*Marmota flaviventris*) benefits from earlier springs and longer growing seasons in connection with climate change (Ozgul et al. 2010). Whether similar hibernating mammals benefit from such an improvement of spring and summer environmental conditions remains unclear.

Here we used long-term monitoring of Alpine marmots, a social and hibernating mammalian rodent, to test whether local weather and recent climate change influenced litter size in their highly seasonal environment. Litter size is a key life history trait in rodents (Millar 1977) that strongly influences population growth rate (Ozgul et al. 2007).

Alpine marmots live in family groups composed of a dominant pair which breeds once annually, one or several non-reproductive subordinates, and pups of the year. Marmots spend their active season accumulating enough fat both to survive hibernation during winter and to start reproduction in the following spring (Kortner and Heldmaier 1995). Litter size in mammals increases with a mother's body mass (Clutton-Brock et al. 1991), thus body mass at vernal emergence should be a critical determinant of marmot litter size. As hibernation should buffer marmots against harsh weather, we expected winter conditions to have little influence on litter size the following spring (Humphries et al. 2004). On the other hand, we expected earlier springs and improved spring conditions to increase litter size of Alpine marmots. Indeed, as reported in yellow-bellied marmots (Ozgul et al. 2010) and other taxa (Hufnagl et al. 2010), earlier springs should enable foraging females to cumulate body mass, which in turn should increase mean litter size.

1.2 Methods

1.2.1 Study species and field methods

Alpine marmots hibernate from mid-October to early April. Mating occurs shortly after the end of hibernation from mid-April to early May and gestation lasts for 30 days.

Once born, pups stay for 40 days in the natal burrow and emerge above ground between late June and mid-July (Figure 5). The age at first reproduction is generally 3 years for the two sexes in our studied population. The Alpine marmot is territorial and socially monogamous, living in family groups of 2 to 15 individuals. Subordinates of the group normally do not reproduce, and subordinate males (whose number ranged from 0 to 7 per family) are called helpers because they increase pup survival during hibernation through social thermoregulation (Allainé and Theuriau 2004).

We monitored Alpine marmots of La Grande Sassi re Nature Reserve (French Alps, 45°29'N, 6°59'E). From 1990 to 2011, we caught marmots each year from mid-April to mid-July using live-capture traps (Cohas et al. 2007). Individuals were tranquillized with Zol til 100 (0.1ml.kg⁻¹), marked with a numbered ear-tag and a transponder (TrovanTM, Germany), sexed, weighed and reproductive status assessed using scrotal or teat development. Social status is equivalent to reproductive status because only dominant individuals reproduce in this species (Hackl nder et al. 2003). The number of pups produced (litter size) by dominant females was estimated from daily observations of family groups, from mid-June to mid-July (40 days after birth when they emerge from the burrow). Virtually all emerged pups were trapped within 3 days of emergence and mother-pups relationships were confirmed by genetic analyses (Cohas et al. 2007). We monitored a total of 241 litters from 82 different females across the study period (1990-2011). On average, 10.9 ± 4.1 females and their litters were monitored each year.

1.2.2 Climatic analysis

Three seasons with a potential impact on the reproductive success of Alpine marmots were considered: summer at year $t-1$ when marmots are building fat reserves from mid-June to August; winter during hibernation between December of year $t-1$ and March of year t ; and the early spring (last two weeks of April) of year t at the emergence from hibernation. We used both local weather (i.e. temperature and precipitations) and global indices [North Atlantic Oscillation index (NAO), and Normalized Differential Vegetation Index (NDVI)] to assess climate change (Mart nez-Jauregui et al. 2009, see Appendix A for seasonal indices). Daily precipitation, air temperature, and snow depth were recorded from the weather stations of Tignes and Val d'Is re, located 5 km away from the study site.

Winter variables included mean temperature, snow depth, and winter NAO from December of year $t-1$ to March of year t . Spring variables included the mean temperature in April (i.e. monthly average of daily mean temperature) and the NDVI value recorded during April 15 to May 1 of year t and available up to 2008 from the NOAA, with a 8x8 km resolution on a bi-weekly basis. We used NDVI in April, which measures plant productivity in spring (Pettorelli et al. 2005b), as a proxy for the timing of snowmelt, because NDVI in spring is closely associated with snowmelt in mountain areas (Pettorelli et al. 2007). Summer variables (precipitation and primary productivity) measured at year $t-1$, i.e. between mid-June and August the year before litter emergence, depicted the weather experienced by Alpine marmots while building fat reserves before starting hibernation. We used the date of the maximum NDVI value (NDVI peak, Pettoelli et al. 2005b) and the Bagnoul-Gausson drought index (BGI, see e.g. Toïgo et al. 2006), to assess the timing and the duration of the vegetation growth.

We used linear models to search for temporal trends in climatic variables. When a trend was detected, we used the residuals from the regression between the climate variable and year as a “de-trended variable” (a measure of the deviation of the variable from its temporal trend). Using the “de-trended” instead of the raw variable reduces the chances of spurious correlations that may arise when a trend occurs both in the response and the explanatory variable (Grosbois et al. 2008). We then fitted Generalized Estimating Equations (GEE) models including female identity as a grouping factor to account for repeated measurements of the same individuals, and mother’s age as a three-level fixed factor (unknown, prime-age, and old) to account for potential age variation in litter size. This latter model was our “baseline model” to investigate litter size in relation to time and environmental variables. We tested for the effects of summer at year $t-1$ and of both the winter and spring at year t on litter size. We also considered a time lag of 1 and 2 years in the response of litter size to environmental variation (Appendix B). In all models including a “de-trended” variable, year was added to account for the trend (Grosbois et al. 2008).

We included additional variables to test for density dependence at the population (with density measured as the average population size divided by the number of families monitored each year) and at the family (with density measured as group size) levels, and for the effects of the number of helpers. Group size and number of helpers were available for 146 and 160 litters, respectively. We then calculated the effect of each variable in a model using an analysis of deviance (ANODEV; Skalski et al. 1993). ANODEV corresponds to a

comparison between the model including climatic covariates, *versus* both the constant (i.e., baseline model) and the full time-dependent (i.e., including year as a discrete factor) models. We used GLMMs to estimate the log-likelihood of each model. The corresponding F-statistic tests the null hypothesis that the climatic covariate has no effect on litter size. The r^2_{dev} of the ANODEV quantifies how much of the temporal variation in average litter size is accounted for by each climatic variable.

1.2.3 Analyses of mechanisms behind litter size variation

Body mass variation of mothers was investigated over the period 1996-2011 where standardized measures and appropriate sample sizes to compute annual body mass were available (114 measurements of body mass over 48 females). Female body mass at emergence, the most critical parameter for reproduction, was not available because the study site is not accessible when marmots emerge in early April. We therefore corrected mother body mass by capture date, gestation status (pregnant vs. lactating) and spring conditions (average temperature and precipitation in April) using GAMMs (Generalized Additive Mixed Models) to account both for non-linear relationship between capture date and body mass, and for repeated measurements on the same female (Tafari et al. *in press*). We first tested for the effect of year (included as a covariate) on female body mass to investigate temporal changes of body mass throughout the study period. We then tested for an effect of mother body mass corrected for capture date and spring conditions on litter size (n=114) with a GEE including age as a dependent variable and female identity as a grouping factor to test for the association between female body mass and litter size.

All analyses were conducted using R 2.14.2 (R Development Core Team 2011). Packages geepack (Halekoh et al. 2006), glmmML (Broström and Holmberg 2011) and mgcv (Woods 2006) were used to fit GEE, GLMM and GAMM respectively.

1.3 Results

1.3.1 Trends of climate in our study area

Average snow depth from December to March decreased by 1.87 ± 0.68 (1 SE) cm per year from 1991 to 2011 ($r^2 = 0.24$, $p=0.01$, Figure 9) and was independent from the

timing of snowmelt ($r^2 = 0.17$, $p=0.48$); while the average air temperature in April increased by 0.16 ± 0.04 °C per year from 1990 to 2011 ($r^2 = 0.46$, $p<0.001$). Note that 1990 was an exceptionally mild winter (Durand et al. 2009), so we excluded its outlier datum from the temporal trend in snow depth. Data for 1990 were included in all other analyses, including analyses of litter size variation. The NAO decreased over time (-0.10 ± 0.03 , $r^2=0.28$, $p=0.006$) towards harsher winters with lower temperatures favoring frost but not snow. The increase in spring temperature associated with a thinning snow layer in winter we report here, matches the overall pattern of climate change in the Alps (e.g., Beniston et al. 2003, see Appendix A for seasonal indices).

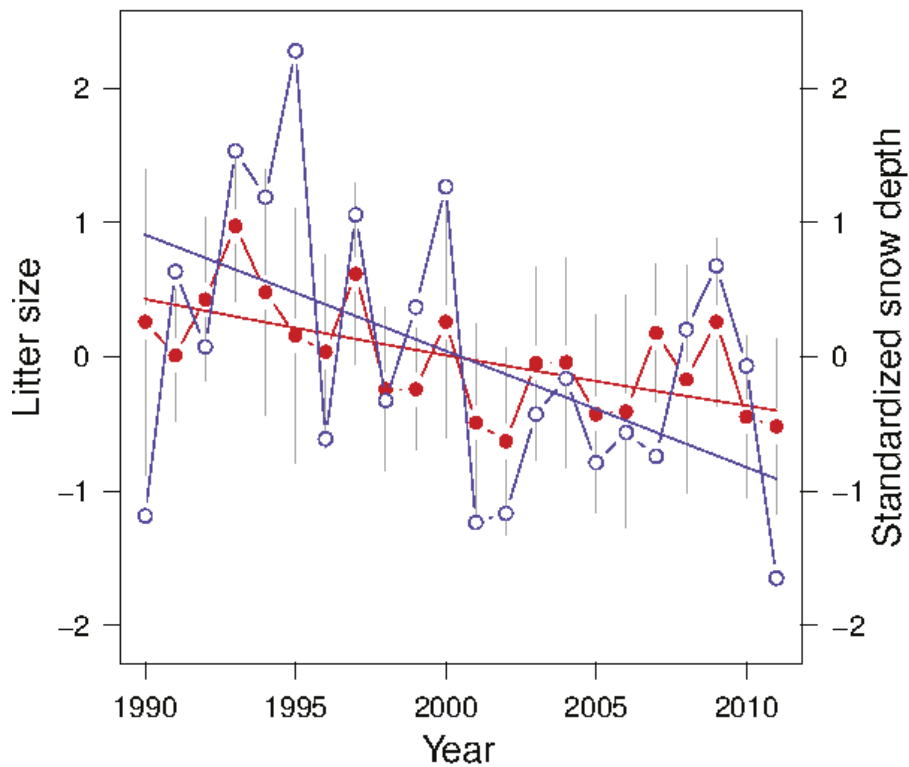


Figure 9 : Yearly variation in litter size of Alpine marmots and average snow cover in winter (from December to March) at La Grande Sassi re (French Alps). Litter size is represented in red (with confidence interval around the average in grey) and snow depth in blue.

1.3.2 Litter size variation with climatic covariates

Mean litter size of Alpine marmots varied among years ($\chi^2=60.2$, $df = 21$, $p<0.01$) and decreased from 1990 to 2011 (Tableau 2, Figure 9). Summer conditions before hibernation did not account for this trend and had no impact on litter size the following

spring (Tableau 2). Mean litter size, however, was positively associated with snow depth, average air temperature and NAO the previous winter (Figure 10, Tableau 2). Among those winter variables, snow cover was the main driver of observed variation in litter size over years (Tableau 2). As expected, litter size was positively correlated with NDVI in April (Figure 10b; Tableau 2). A mild and snowy winter (from December to March) followed by an early melt of snow in April (early onset of vegetation) thus favored larger litter sizes of Alpine marmots. No first-order interactive effects between snow depth in winter, air temperature in winter, and plant productivity in April could be detected on litter size (Snow x Winter temperature: $\beta=0.027\pm0.041$, $p=0.24$, Snow x April NDVI: $\beta=0.019\pm0.031$, $p=0.31$, Winter temperature x April NDVI: $\beta=0.017\pm0.042$, $p=0.43$), meaning that these variables only had additive effects on litter size of marmots. Overall, litter size was strongly influenced by environmental conditions and especially by the effect of snow depth in winter relative to plant productivity in spring. Snow depth, average winter air temperature and NDVI in April accounted for 60% of the annual variation in litter size, with snow depth in winter accounting for 29% of the annual variation in litter size versus 22% for plant productivity in spring (Tableau 2). No lagged effects of any climatic variable were detected on litter size (see Appendix B). Similarly, there were no detectable effects of population size, group size, or the number of helpers on litter size the following spring (population size: $\beta=0.022\pm0.022$, $p=0.31$, group size: $\beta=-0.025\pm0.034$, $p=0.45$; number of helpers: $\beta=-0.012\pm0.035$, $p=0.74$).

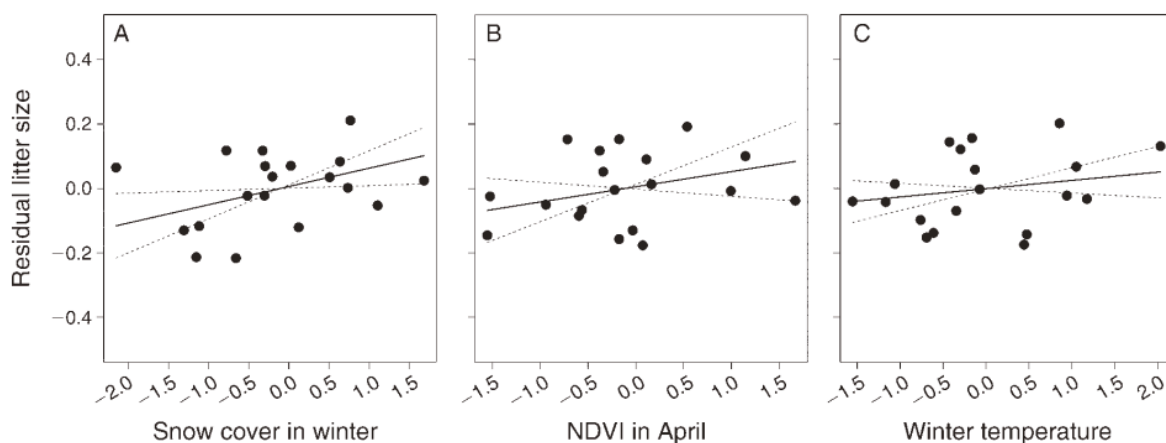


Figure 10 : Effects of the average snow cover and winter temperature from December to March and of NDVI in April, on litter size of Alpine marmots at La Grande Sassi re (French Alps) between 1990 and 2011. Dots represent residual litter size per standardized snow depth value after controlling for the linear annual trend (year as a linear variable) (a), residual of the average litter size per standardized NDVI in April value after

accounting for the effect of snow depth (b), and residual of the mean litter size per standardized winter temperature value after accounting for the snow depth effect (c). Lines represent the model predictions (bold) and their associated confidence intervals (dashed).

Tableau 2 : Climatic variables accounting for observed variation in litter size of Alpine marmots at La Grande Sassi re (Alps, France) between 1990 and 2011. “De-trended” variables, entered in the model with their trend stated as “(Year)”, appear in *italics*. Climatic effects were tested with an analysis of deviance (ANODEV, see main text for details). F-statistic of ANODEV (noted $F_{\text{cst/co/t}}$) and its associated value ($p(F)$) test the climatic covariate effect on litter size while r^2_{dev} provides a measure of its magnitude. The total r^2 of a model with several covariates is denoted as r^2_{tot} . Statistically significant variables are **bolded**. Because NDVI values are released with a delay (last measure available in 2008), we replicated our analyses from 1990 to 2008 and from 1990 to 2011.

Parameters	1990 to 2008						1990 to 2011					
	Est.	St. Err.	$F_{\text{cst/co/t}}$	$p(F)$	r^2_{dev}	r^2_{tot}	Est.	St. Err.	$F_{\text{cst/co/t}}$	$p(F)$	r^2_{dev}	r^2_{tot}
Year	-0.012	0.006	6.54	0.020	0.28	-	-0.011	0.005	7.71	0.012	0.28	-
(Year)+ <i>Winter NAO</i>							0.054	0.028	5.87	0.025	0.23	-
(Year)+ <i>Winter Snow cover</i>							0.057	0.022	11.70	0.003	0.37	-
(Year)+ <i>Winter Temperature</i>							0.020	0.019	0.77	0.390	0.04	-
Spring												
April NDVI	0.070	0.031	6.75	0.019	0.28	-						
(Year)+ <i>April Temperature</i>							0.036	0.023	2.14	0.159	0.10	-
Summer												
Summer NDVI peak (t-1)	0.023	0.021	1.40	0.253	0.07	-	0.015	0.020	1.20	0.284	0.06	-
Summer Gaussen index (t-1)												
(Year)+ <i>Winter Snow cover</i>	0.054	0.024	10.01	0.006	0.29	0.51						
+ April NDVI	0.056	0.033	7.67	0.013	0.22							
(Year)+ <i>Winter Snow cover</i>												
+ <i>Winter Temperature</i>							0.068	0.023	14.98	0.009	0.37	0.51
(Year)+ <i>Winter Snow cover</i>	0.057	0.025	12.37	0.003	0.29		0.038	0.020	9.78	0.028	0.14	
+ April NDVI	0.047	0.035	9.48	0.007	0.22	0.60						
+ <i>Winter Temperature</i>	0.026	0.021	4.02	0.061	0.09							

1.3.3 Mother body mass and litter size variation

As expected, litter size increased with residual mother body mass, a proxy of female condition ($\beta=0.112\pm0.037$, $p=0.002$), indicating that heavier females were more likely to produce larger litters than were lighter ones. Once the positive effects of spring conditions on body mass were accounted for (April temperature: $\beta= 200.58\pm42.24$, $p=0.006$, April precipitation: $\beta= 96.57\pm42.53$, $p=0.06$), mother body mass tended to decline over time ($\beta= -19.96\pm9.72$, $p=0.07$, Figure 11). Thus, female marmots were likely to emerge from hibernation with a lower body condition in recent years than in the 1990s.

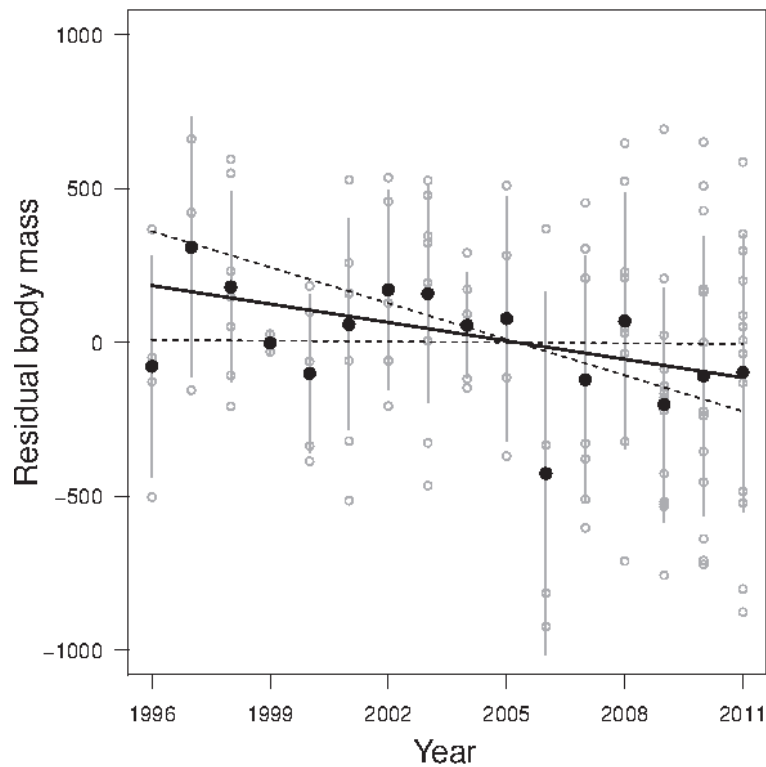


Figure 11 : Annual variation in residual body mass of female Alpine marmots at La Grande Sassi re (French Alps) between 1996 and 2011, after accounting for possible confounding effects of capture date, gestation status (pregnant vs. lactating) and spring conditions (April temperature and precipitations). Filled circles represent the average body mass per year across all females with their standard error bars (grey). Lines represent the regression of residual body mass through time (bold) and its associated confidence interval (dashed).

1.4 Discussion

1.4.1 Patterns of litter size variation with climate change

Unexpectedly for a hibernating species, snow depth in winter was the main driver shaping litter size of Alpine marmots (Tableau 2). This is supported by two lines of evidence. First, the long-term decline in snow depth during winter (Figure 9, see Beniston et al. 2003 for a similar observation in the Alps) is concomitant with the decline of litter size. Second, the average snow depth during winter accounts for slightly higher temporal variation in litter size than any other weather variables we analysed (Tableau 2). The apparent decline of mother body mass over the same period suggests that female body mass was involved in the decline in litter size we report (Figure 11). During hibernation, Alpine marmots have to spend energy for maintaining body temperature above 5°C (Arnold et al. 1991). A thinner snow cover during winter reduces the insulation layer leading frost to reach deep underground (Appendix C) and increasing marmot's fat depletion. Conversely to winter conditions, litter size was positively correlated with spring NDVI, a measure of snowmelt timing in our study. Earlier snowmelt reduces the duration of hibernation (Ozgul et al. 2010) so that marmots are in better condition at emergence. Climate change affects litter size of Alpine marmots in a complex way and, in the long run, an earlier onset of spring conditions could buffer variation in reproduction caused by winter harshness.

1.4.2 Idiosyncratic responses to climate : details matter

The trend we found in litter size of Alpine marmots contrasts with the increase of population size reported recently for the closely related yellow-bellied marmot (Ozgul et al. 2010). The long-term average of snow layer at Gothic (Rocky Mountains) was considerably thicker and lasted much longer than at La Grande Sassi re (respectively 426 vs. 99 cm and from October to late May vs. November to late April). Yellow-bellied marmots could then benefit from a better and longer thermal insulation while hibernating than Alpine marmots (see Appendix D). Moreover, yellow-bellied marmots have a lower metabolism at a given temperature (Armitage et al. 2003) and might thus be more efficient in saving energy during hibernation. The combination of a thinner snow layer and less efficient hibernation

likely leads Alpine marmots to deplete fat reserves faster than yellow-bellied marmots, and hence to emerge in a lower body condition when winter conditions are harsh. Accordingly, we observed a decline in body mass of females Alpine marmots over years (Figure 11). Given the positive effect of female body mass on litter size, the decrease in female mass through time (Figure 11) likely accounts for the observed decline in litter size.

The association between winter climate (snow cover) and litter size we report for Alpine marmots might also be related to social hibernation (Arnold 1993). In social living species, group size and composition during hibernation can influence energy expenditures of group members. Under harsh conditions, hibernating with 2 to 3 helpers (i.e., subordinate males) can substantially improve the over-winter survival of pups (Allainé and Theuriau 2004). Smaller litters could decrease the number of helpers in subsequent years. A potential drawback of the reduced number of helpers could be a decrease of the over-winter survival of pups. Alpine marmots could thus enter a vicious cycle caused by multiplicative effects of climate on their reproductive output.

Striking differences between closely related species of marmots stress the potential pitfalls of extrapolating life history responses to climate change at different locations or across species. We thus encourage additional long-term individual-based studies designed to gain insights into the relationship between climate and life history variation (Martínez-Jauregui et al. 2009). Differences among species in life-history strategy can be critical in their demographic and population dynamic responses to global change.

1.5 Appendix

1.5.1 Appendix A: Complementary analyses using seasonal indices.

To analyse temporal variation in litter size of Alpine marmots, we used both single weather variables and seasonal indices to describe previous summer, winter and spring conditions experienced by marmots. Although we were able to identify a set of climatic factors critical for litter size variation of Alpine marmots, synthetic indices representing each season (summer and winter preceding reproduction and spring of reproduction) were also considered (Grosbois et al. 2008) to avoid missing important effects (Hallett et al. 2004).

1.5.1.1 Methods

Principal Component Analyses (PCA) were performed to obtain yearly measures of seasonal weather (Stenseth and Mysterud 2005). Daily precipitation, air temperature, and snow depth were all recorded from the weather stations of Tignes and Val d'Isère, 5 km away from the study site. Winter, spring and summer were characterized by the first Principal Component of the respective PCAs (Figure 12). The winter index encompassed total rainfall, average air temperature, average snow depth, and the North Atlantic Oscillation index (NAO; Hurrell 1995) from December to March (Figure 12a). For the spring index, the former variables were calculated from April to mid-June in addition to the Bagnoul Gaussien Index (BGI; Bagnouls and Gaussien 1953), the number of days with an average air temperature under 5°C during a month (degree day 5°C) and the Normalized Difference Vegetation Index (NDVI, available up to 2008 from the NOAA, grid size of 8x8 km; Tucker et al. 1991) recorded in June, which measures the plant productivity in mid-spring (Pettorelli et al. 2005b) were all included in the PCA (Figure 12b). The summer index included average temperature, precipitation, NAO, BGI from mid-June to August and the date when primary productivity is highest (NDVI peak; Figure 12c).

We used linear models to search for temporal trends in climatic variables. When a trend was detected, we used the residuals from the regression between the climatic variable and year as a “de-trended variable”, which can be interpreted as the temporal variation in a climatic variable around the trend, instead of the raw variable to avoid spurious correlations (Grosbois et al. 2008). We fitted Generalized Estimating Equations (GEE) models including female identity as a grouping factor to account for repeated measurements of the same individuals and mother age as a three-level fixed factor (unknown, prime-age, and old) to account for age variation in litter size (Berger et al., *in prep*). We then modeled litter size variation in relation to time and environmental variables (estimates and SE). In all models including a de-trended variable, year was added to account for the trend (Grosbois et al. 2008). The choice of GEE was motivated by its strong robustness compared to Generalized Linear Mixed Models (GLMM; Diggle 2002). We then measured the relative effects of each variable in a model using a deviance analysis (ANODEV; Skalski et al. 1993). We used GLMMs to estimate the log-likelihood of each model. ANODEV corresponds to a comparison between the covariate model, and both the constant (*i.e.*, null model) and the time-dependent (*i.e.*, including year as a discrete factor) models. The corresponding $F_{\text{cst/co/t}}$ statistic tests the null hypothesis that the climatic covariate has no

effect on litter size; while the r^2 of the ANODEV quantifies how much of the temporal variation in litter size is accounted for by each climatic model (Grosbois et al. 2008; see r^2_{dev} in Tableau 3).

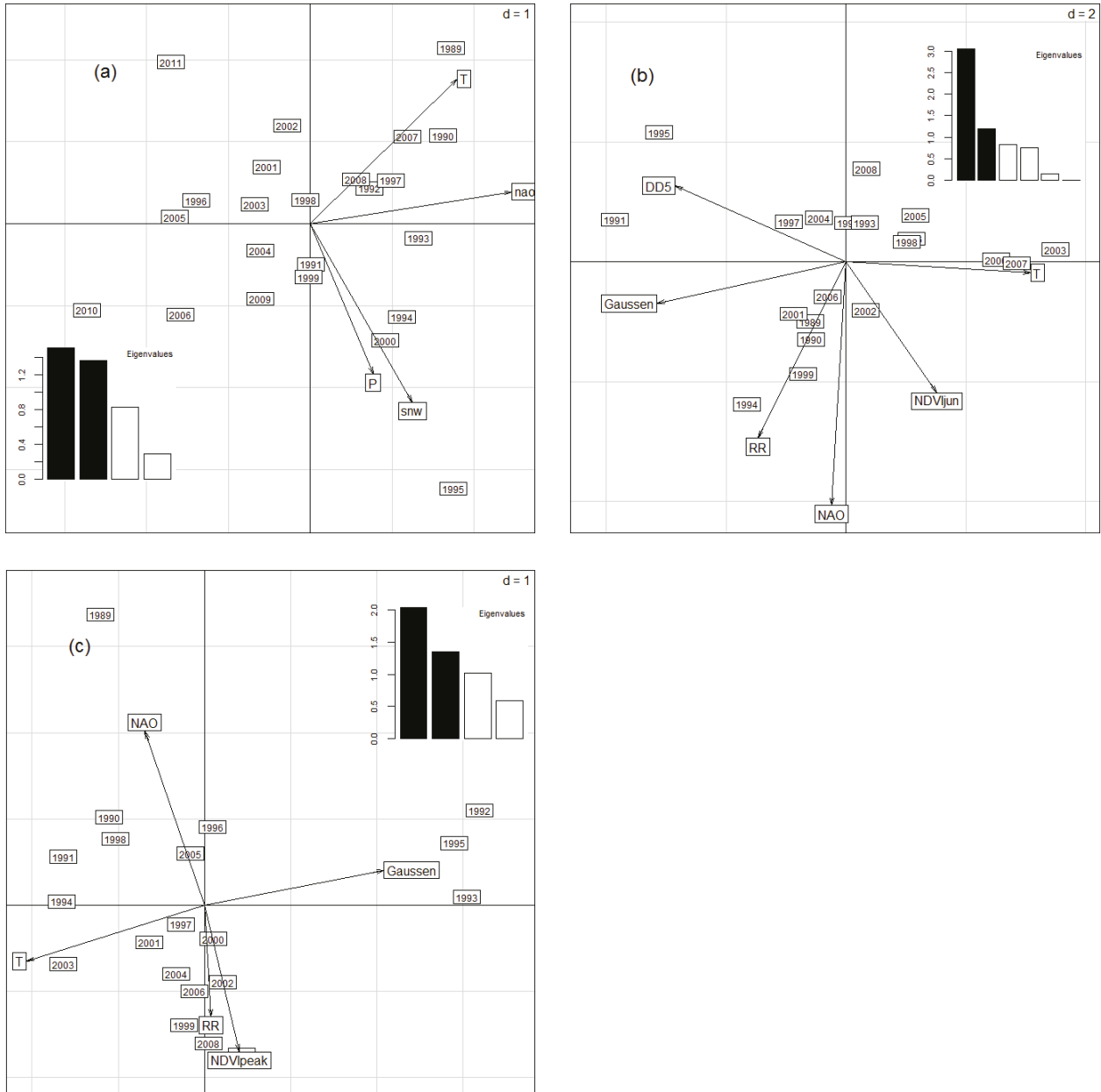


Figure 12 : Seasonal indices (two first Principal Components). Indices are built upon Principal Component Analyses using local weather variables as loadings. In each panel the x and y axis represent respectively the first and second Principal Components (PC), and arrows represent the relative contribution of climatic covariates to PCs. Eigen values give the relative percentage of total inertia carried by each PC (filled bars are the eigen values of the two PCs displayed on the figure). Individual climatic variables are measured from (a) December to March for the winter index, (b) April to mid-June for the spring index, and (c) mid-June to August the year before for the summer index. T= temperature, RR= precipitations, gaussen= Gausse index, DD5= Degree Day 5.

1.5.1.2 Results

Environmental trends

Winter principal components decreased (-0.12 ± 0.03 , $p < 0.001$), while spring principal components increased (0.17 ± 0.07 , $p = 0.02$) over years, thereby documenting a thinner snow layer from December to March and warmer and dryer springs from April to mid-June. The summer principal component decreased over years (-0.15 ± 0.06 , $p = 0.02$), indicating wetter and milder summers in recent years. Overall, climate indices support the recent changes observed in the Alps (Beniston et al. 2003; see main text).

Litter size variation with seasonal indices under climate change

Litter size was positively correlated with winter index (0.050 ± 0.021 , $p = 0.007$, Tableau 3), meaning that litter size decreased with severe winters characterized by a thinner snow layer and a low air temperature. Nevertheless, the model only including snow cover in winter outperformed the model including winter severity (Tableau 2). The spring index, mostly driven by temperature and NDVI, had a positive effect on litter size (0.026 ± 0.018 , $p = 0.04$, Tableau 3) when added to snow cover in winter. However, once again, the model with additive effects of snow cover in December-March and NDVI in April outperformed the model including snow cover in December-March and the spring index (see main text). The summer index did not account for litter size variation over years (-0.019 ± 0.019 , $p = 0.13$, Tableau 3).

Tableau 3 : Climatic variables accounting for litter size variation of Alpine marmots at La Grande Sassi re (Alps, France). “De-trended” variables, entered in the model with their trend stated as “(Year)”, appear in italics. Climatic effects are tested with an analysis of deviance (ANODEV, see methods for details). F statistic of ANODEV ($F_{\text{cst/co/t}}$) and its associated value ($p(F)$) test the climatic covariate effect on litter size while r^2_{dev} gives its magnitude. The total r^2 of a model with several covariates is written as r^2_{tot} . Statistically significant variables are bolded.

Parameters	1990 to 2008						1990 to 2011					
	Est.	St. Err.	$F_{\text{cst/co/t}}$	$p(F)$	r^2_{dev}	r^2_{tot}	Est.	St. Err.	$F_{\text{cst/co/t}}$	$p(F)$	r^2_{dev}	r^2_{tot}
Year	-0.012	0.006	6.54	0.020	0.28	-	-0.011	0.005	7.71	0.012	0.28	-
(Year)+ <i>Winter Snow cover</i>							0.057	0.022	11.70	0.003	0.37	-
(Year)+ <i>Winter index*</i>							0.050	0.021	8.99	0.007	0.31	-
Spring												
April NDVI	0.070	0.031	6.75	0.019	0.28	-						
(Year)+ <i>Spring index*</i>	0.014	0.017	0.90	0.355	0.05	-						
Summer												
(Year)+ <i>Summer index*</i>	-0.019	0.013	2.55	0.129	0.13	-						
All												
(Year)+ <i>Winter Snow cover</i>	0.054	0.024	10.01	0.006	0.29	0.51						
+ April NDVI	0.056	0.033	7.67	0.013	0.22							
(Year)+ <i>Winter index*</i>	0.049	0.020	13.51	0.002	0.36	0.56						
+ April NDVI	0.053	0.033	7.44	0.014	0.20							
(Year)+ <i>Winter Snow cover</i>	0.069	0.025	9.00	0.008	0.29	0.46						
+ <i>Spring index*</i>	0.026	0.018	5.19	0.036	0.17							
*First Principal Component												

1.5.1.3 Discussion

A mild winter with warm temperature and deep snow cover from December to March is likely to favour the reproductive output of Alpine marmots. The climatic trend was actually the reverse, and should lead to a decrease in the reproductive output of Alpine marmots with time. Those results support our findings on litter size (see main article). Nevertheless, since at least two axes were necessary to fully capture the seasonal weather variability (Figure 12), PCAs were not competitive with single variables and were not presented in the main text.

1.5.2 Appendix B: Complementary analyses of lagged effects.

We tested for the effect on litter size of each seasonal climatic variable of interest at year $t-1$ and $t-2$ before mating (see manuscript for detailed description of the environmental variables considered).

1.5.2.1 Methods

We fitted Generalized Estimating Equations (GEE) models including female identity as a grouping factor to account for repeated measurements of the same individuals and mother age as a three-level fixed factor (unknown, prime-age, and old) to account for age variation in litter size (Berger et al., *in prep*). We then modeled litter size variation in relation to time and environmental variables (estimates and SE). In all models including a de-trended variable, year was added to account for the trend (Grosbois et al. 2008). We then measured the relative effects of each variable in a model using a deviance analysis (ANODEV; Skalski et al. 1993). We used GLMM to estimate the log-likelihood of each model. ANODEV corresponds to a comparison between the covariate model, and both the constant (i.e., baseline model) and the time-dependent (i.e., including year as a discrete factor) models. The corresponding $F_{\text{cst/co/t}}$ statistic tests the null hypothesis that the climatic covariate has no effect on litter size; while the r^2 of the ANODEV quantifies how much of the temporal variation in litter size is accounted for by each climatic model (Grosbois et al. 2008; see r^2_{dev} in Tableau 4).

1.5.2.2 Results

Only one of ten relationships provided a p-value just below 0.05, which likely occurred simply by chance and has no obvious biological meaning (Tableau 4).

Tableau 4 : Effect of climatic variables at t-1 and t-2 before mating (and litter emergence) on the annual litter size variation in the Alpine marmots of La Grande Sassière, France. “De-trended” variables are entered in the model with their trend, stated as “(year)”. Climatic effects were tested with an analysis of deviance (ANODEV, see text for details). F-statistic of ANODEV (noted F) and its associated value (p(F)) test the climatic covariate effect on litter size.

Climatic variable	Time lag	Estimate	SE	F	p(F)	Time period
Snow	t-1	-0.018	0.022	0.56	0.46	90-11
Winter Temperature	t-1	-0.005	0.024	0.03	0.86	90-11
Winter severity (PCA first axis)	t-1	-0.007	0.022	0.07	0.78	90-11
April NDVI	t-1	0.005	0.018	0.02	0.88	90-08
April Temperature	t-1	0.025	0.034	0.77	0.39	90-11
Snow	t-2	-0.007	0.030	0.08	0.78	91-11
Winter Temperature	t-2	0.003	0.023	0.11	0.75	91-11
Winter severity (PCA first axis)	t-2	0.014	0.027	1.00	0.33	91-11
April NDVI	t-2	-0.051	0.022	5.05	0.04	91-08
April Temperature	t-2	0.019	0.027	1.05	0.32	91-11

1.5.3 Appendix C: Additional information on Burrow temperature and efficiency of snow insulation during winter.

During hibernation, Alpine marmots have to spend energy for maintaining body temperature above 5°C whenever the burrow air temperature decrease below this threshold (Arnold et al. 1991). Although a deep snow cover during winter can act as an insulation layer, it can be insufficient to prevent frost from reaching deep underground and burrow air temperature to decrease below 5°C (Arnold et al. 2011). To prove this latter assertion, and similarly to show that in our study site, both a deeper snow cover and a warmer temperature in winter can limit the decrease in burrow temperature, henceforth reducing fat depletion of

Alpine marmots; we present here the measurement of burrow air temperature during winter 2011-2012 at La Grande Sassi re Nature Reserve (Figure 13).

1.5.3.1 Methods

Starting from late September 2011, we collected temperature data at Alpine marmots' burrow entrance (around 1m underground) using temperature loggers (HOBO UA-002-08 Pendant Temp/Light). The main chamber of the burrow was unfortunately not accessible to us because it is really difficult to locate. In Figure 13, we present an example of a time-series of the burrow temperature, outside air temperature and snow depth we obtained.

1.5.3.2 Results

When snow cover is absent, the correlation between burrow temperature and outside air temperature is high ($r^2 = 72\%$; $p < 0.001$). When snow layer is $>110\text{cm}$ on average, the burrow temperature is buffered against variation in air temperature. Burrow temperature is stable around -5°C to 0°C and the r^2 of the linear relationship between air and burrow temperature drops to 58% ($p < 0.001$). When temperature decreases below -10°C , even with a snow layer of $>110\text{cm}$, the burrow temperature can drop down to -5°C for several days in a row. We observed that burrow temperature, while being warmer than outside air, still decreases with a slight delay of a couple of days when air temperature reaches its minimum between the end of February and early March.

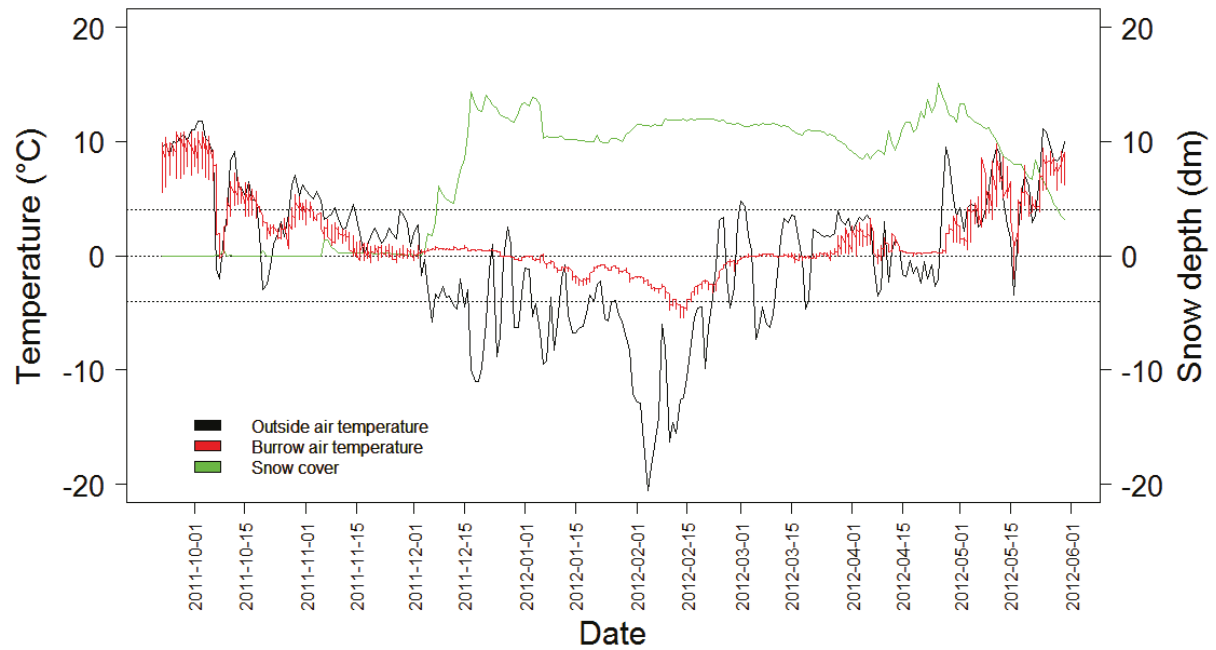


Figure 13 : Daily air temperature (in black), inside burrow air temperature (around 1m deep in the ground, in red) and snow cover (in green) during the 2011-2012 winter. Isotherm 5°C, 0°C and -5°C are represented in dotted lines.

These results demonstrate that, the snow layer, even when deeper than 100cm, does not prevent the burrow's air temperature to reach -5°C at one meter underground in mid-February, a temperature at which the energy expenditure for marmots becomes quite high as the critical point is 5°C for marmots (Arnold et al. 1991). The insulating power of snow depth in our study site is important but not sufficient to prevent any energy expenditures during hibernation.

1.6 Addendum: le poids comme médiateur des effets climatiques

Nous avons montré dans ce chapitre que la saison hivernale et en particulier la couche de neige jouait un rôle essentiel dans le recrutement chez la marmotte alpine. Le poids des mères semble être un coupable désigné dans ce mécanisme, ou du moins un médiateur important des effets climatiques sur la taille de portée. Chez la marmotte à ventre jaune, le poids est un pivot important pour la fitness des individus qui survivent mieux l'année suivante et ont des portées plus grandes (Ozgul et al. 2010). Notre résultat confirme que les femelles les plus grosses sont les plus susceptibles d'avoir de grandes portées (King and Allainé 2003).

Du fait de l'hibernation, la masse corporelle de la marmotte alpine subit de grandes variations annuelles depuis l'émergence jusqu'à l'hibernation suivante après une forte phase de croissance (Schwartz et Armitage 2005). De plus, dans notre population, il a été démontré que la taille de portée diminuait avec l'âge des mères (données non publiées). Nous nous sommes donc naturellement intéressés aux variations individuelles de la masse corporelle avec l'âge avant de rechercher des effets climatiques sur celui-ci (ces effets ont bien été pris en compte dans les analyses du poids des mères de l'article 1, voir section « methods » du chapitre 1).

CHAPITRE 2 : MASSE CORPORELLE, SEXE ET SENESCENCE

Sex-specific senescence in body mass of a monogamous and monomorphic mammal: the case of Alpine marmots.

Marion Tafani • Aurélie Cohas • Christophe Bonenfant • Jean-Michel Gaillard • Sophie Lardy • Dominique Allainé. *Oecologia*, *in press*.

Abstract. Sex-specific senescence has been commonly reported in highly dimorphic and polygynous species. However, whether between-sex differences in senescence occur in monogamous and monomorphic species is poorly known. In this study we used an extensive dataset of 20 years of mass measurements on free-ranging male and female Alpine marmots, a medium-sized, long-lived, social and hibernating mammal, to assess sex-specific patterns of senescence in body mass. We tested for the occurrence of both a decrease in body mass scaled to absolute age (called chronological senescence) and a decrease in body mass scaled to individual age at death (called terminal decline). Whereas males showed evidence of both chronological senescence and terminal decline in body mass, females did not show any detectable senescence in mass. This unexpected between-sex difference of senescence in a species subject to weak sexual selection might be shaped either by costs of an asymmetric intra-sex competition for mates or by costs of social thermoregulation.

Marion Tafani, Aurélie Cohas, Christophe Bonenfant, Jean-Michel Gaillard, Sophie Lardy, Dominique Allainé. 2013. **Sex-specific senescence in body mass of a monogamous and monomorphic mammal: the case of Alpine marmots.** *Oecologia, in press.*

1.1 Introduction

Senescence is usually defined as a within-individual process caused by deterioration in molecular and physiological functions (Medawar 1952; Williams 1957; Hamilton 1966), which increases probabilities of both mortality and unsuccessful reproduction of individuals as they age (Monaghan et al. 2008). However, senescence appears to be a highly heterogeneous process. The magnitude of senescence depends on the focal trait and species, on the environmental conditions, and even on the focal individual, leading to a “mosaic aging” pattern (sensu Walker and Herndon 2010; Ricklefs 2010a). According to this “mosaic aging”, an accumulation of physiological deterioration in a given individual occurs at different locations, times and rates in the body, generating a complex pattern of ageing which can only be assessed by using long-term monitoring of individuals from birth to death. Some factors have been identified as structuring this “mosaic aging” both between and within species. For instance, the rate of ageing increases with decreasing generation

time (Jones et al. 2008; Ricklefs 2010b) and with increasing population density during early life (Nussey et al. 2007).

In most theoretical and empirical studies performed to date, senescence has been perceived as a chronological decline in demographic performance with age (called ageing, see Ricklefs (2010a) for a recent review on actuarial senescence) starting from the age at first reproduction (Hamilton 1966). Alternatively, McNamara et al. (2009) proposed that lifespan is not limited by time *per se*, but by physical deterioration over time. Senescence could then involve a physiological decline that occurs at different ages in different individuals. Thus the decline period is indexed to the age of death, beginning at some fixed interval of time prior to death (Coulson and Fairweather 2001; Hayward et al. 2009). Such a terminal decline is usually investigated using years before death (YBD: age at death minus age; Martin and Festa-Bianchet 2011) instead of age, and has been reported to occur in females of several vertebrate species (Rattiste 2004; Weladji et al. 2006; Nussey et al. 2011) since the pioneering work by Coulson and Fairweather (2001). Hence, senescence can be scaled to both absolute age and age at death (see Martin and Festa-Bianchet (2011) for a recent case study on female bighorn sheep (*Ovis canadensis*)). The two facets of senescence translate, at the population level, into different age-specific patterns. Provided that confounding effects of individual heterogeneity are accounted for, chronological senescence at the individual level necessarily leads to an age-dependent decline in performance at the population level. Conversely, terminal decline, which also corresponds to an age-dependent decline in performance at the individual level (*i.e.*, by definition death occurs at the oldest age an individual reaches) often leads to an age-independent decline in performance at the population level.

Several long-term longitudinal studies have reported evidence of senescence for different life history traits in populations of wild vertebrates (*e.g.*, McNulty et al. (2009) and Lecomte et al. (2010) for foraging ability, Monaghan et al. (2008) and Hayward et al. (2009) for immune system and physiology, Owens and Bennett (2002) and Gaillard et al. (2003) for survival in birds and large herbivores, respectively; and Descamps et al. (2007), Nussey et al. (2009) and Sharp and Clutton-Brock (2010) for reproductive traits of red squirrels (*Sciurus vulgaris*), red deer (*Cervus elaphus*), and meerkats (*Suricata suricatta*), respectively). However, except for a recent detailed analysis of senescence in females of three ungulate species (Nussey et al. 2011), reports of senescence in body mass from longitudinal studies in mammals are only anecdotal (see *e.g.*, Bérubé et al. (1999) in

bighorn sheep, Bowen et al. (2006) and Proffitt et al. (2007) in grey (*Halichoerus grypus*) and Weddell (*Leptonychotes weddellii*) seals, respectively, Derocher and Stirling (1994) in polar bears (*Ursus maritimus*)) and mostly focused on females only (but see Garel et al. (2009) and Mason et al. (2011) in Alpine chamois (*Rupicapra rupicapra*)). Males may have different senescence patterns than females as suggested for mammals where the rate of senescence increases with sexual selection among males (Clutton-Brock and Isvaran 2007). Males with demanding mating tactics, allocating a high amount of energy in searching and securing mates, have higher body deterioration with age than females, visible through a higher loss of body mass either within or among years towards the end of life (Bowen et al. 2006; Galimberti et al. 2007; Hoffman et al. 2010). Overall, the relative importance of chronological senescence and terminal decline and whether it differs between sexes remain open questions.

Alpine marmots (*Marmota marmota*) are socially monogamous mammals that live in family groups typically composed of a dominant pair, sexually mature and immature subordinates of both sexes, and juveniles of the year (Perrin et al. 1993). They are cooperative social breeders hibernating in groups from mid-October until early-April. Body mass, which strongly influences the demography of several species (Murie and Boag 1984; Bérubé et al. 1999; Galimberti et al. 2007; Raveh et al. 2010), is a reliable indicator of individual demographic performance in marmots. In North-American polygynous sciurids, heavy males have access to a larger number of mates (Raveh et al. 2010) and have a higher survival rate (Armitage et al. 1976; Ozgul et al. 2010) than light ones. Body mass confers winter survival advantages because body fat accumulated during summer provides the only source of energy for hibernation (Bibikow 1968; Armitage 2003). This is particularly true in Alpine marmots where animals may lose up to 30% of their fall body mass during the course of hibernation (Arnold 1990).

Taking advantage of long-term individually based monitoring, we investigated whether chronological senescence (i.e., an age-dependent process at the population level) and/or terminal decline (i.e., a process most often age-dependent at the individual level) shape within-individual variation in body mass over the lifetime in the Alpine marmot after accounting for the confounding effects of individual heterogeneity (Vaupel et al. 1979; van de Pol and Verhulst 2006). As senescence is pervasive in vertebrate life history traits (Gaillard and Bonenfant 2008), we expected body mass of male and female marmots to exhibit either chronological senescence or terminal decline. According to life history

theory, the intensity of sexual selection should be low in monogamous species with a weak sexual size dimorphism (Andersson 1994). With males being only 5% larger than females (this study) and displaying social monogamy, Alpine marmots should rank close to the low end of intensity of sexual selection. We therefore expected the type and the magnitude of senescence to be similar in both sexes, contrary to what has been reported in highly polygynous and dimorphic species subject to strong sexual selection (Clutton-Brock and Isvaran 2007).

1.2 Methods

1.2.1 Study population and data collection

The population of Alpine marmots is monitored since 1990 in La Grande Sassi re Nature Reserve at an elevation of 2,300m (French Alps, 45 29'N, 6 59'E). From 1990 to 2010, Alpine marmots have been caught each year from early April to mid-July. Marmots were trapped using two-door live-capture traps baited with dandelion *Taraxacum densleonis* (see Cohas et al. (2007) for further details). Once trapped, individuals were tranquillized with Zol til 100 (0.1ml.kg⁻¹), and individually marked with a unique numbered ear tag and a transponder (TrovanTM, Germany). Captured marmots were sexed, weighed, and measured for several morphological variables. As dominant individuals of a family group monopolize reproduction by suppressing reproduction of subordinates through aggressive behaviour (Arnold and Dittami 1997; Hacklander 2003), reproductive status (and thereby social status of individuals) was assigned from scrotal development for males and from pregnancy or lactation status for females. However, as extra-pair paternity can occur in the studied population (Cohas et al. 2006) we used daily observations of scent marking and aggressive behaviours to confirm the dominance status of individuals.

Only individuals monitored throughout their adult lifespan were included in the analysis. As senescence should not occur prior to the age at first reproduction (Hamilton 1966), we restricted the analysis to potentially reproductive marmots (*i.e.*, 3 years of age and older; Schwartz and Armitage 2005) when they have reached their full adult body mass. Subordinates, once they have reached sexual maturity at two years of age, start to disperse to establish dominance and to breed the following year (so at 3 years of age).

Immigrant individuals that established their dominance in our study site were thus included in the analysis and an age of 3 years was assigned to them when they started to breed on the study site (Lardy et al. 2011). However, during dispersal, sexually mature subordinates could have either died or ended up establishing as dominant outside the study area (see Cohas et al. 2007). Subordinates were thus no longer monitored and were removed from the dataset. Therefore, only dominant marmots, which stay on the same territory for their entire life and potentially reproduce once a year, were included in the analysis. The probability for an individual to become dominant again after being evicted is extremely low. The eviction of a dominant marmot by a challenger results in severe injuries or forces the evicted dominant to hibernate alone the following winter, leading to its death (Allainé and Theuriau 2004; Lardy et al. 2011). We considered that all individuals evicted from dominance died the following winter because these marmots did not re-establish in another territory, nor became subordinate in our study site and were never seen again. Hence, an individual was considered as living its last year when seen as dominant before eviction, during its last event of reproduction, or the year prior to its observed death (Lardy et al. 2011).

We collected 414 age-specific body mass measures on 131 dominant marmots (70 males and 61 females) aged between 3 and 16 years of age collected from 1990 to 2011 for males and from 1992 to 2011 for females. Longevity was known for 82 individuals. Thirty-four (34) individuals were sampled only once after the age of 3 (mostly still-young individuals) and 97 individuals were sampled between 2 and 10 times during the 1990-2011 period with a mean of 3.45 ± 1.76 times per individual (in different years) during their life. Thirty-four (34) individuals out of those 97 were captured more than once within a given year, with an average of 2.12 ± 0.38 captures per year.

1.2.2 Statistical analysis

1.2.2.1 Intra-annual variation in body mass

Alpine marmots hibernate socially (i.e., each family group in the same burrow) between fall and early spring (Arnold 1990), and spend the active season accumulating enough fat for both surviving during hibernation and initiating reproduction the following year (Schwartz and Armitage 2005). Hibernation thus involves a cyclic pattern of body mass variation within a year that might confound age-specific body mass gain. To account for this process we used a baseline model including the pattern of body mass gain within a

year. In the case of marmots and other hibernating sciurids, males and females have markedly different patterns of body mass gain during the growing season in relation with reproduction (Boswell 1994; McWhirter 1991). Shortly after hibernation, mating occurs and males spend a lot of time and energy to defend their territory and monopolize their female (Boswell 1994; McWhirter 1991). On the contrary, female body mass gain can be affected by reproductive status because after 30 days of gestation they spend most of the next several weeks underground caring for dependent young, which reduces feeding time (McWhirter 1991). After gestation, females start the lactation and young raising period, the most demanding period in terms of energy to both feed and look after pups (Clutton-Brock et al. 1989).

To account for such marked between-sex differences in dynamics of body mass over time generated by differential energy expenditure and feeding behaviour, we first explored the time variation of body mass gain during summer with a Generalized Additive Mixed Model (Woods 2006) for each sex separately and using the date of capture within a year as the smoothed predictor (Ozgul et al. 2010; Appendix). We choose to perform separate analyses for each sex to decrease model complexity because body mass varied according to sex-specific factors (e.g., gestation status in females). For females, we used the date of capture in interaction with a three level factor (non-reproducing, pregnant, or lactating) to account for the effect of the reproductive phase and status on female body mass. Although dominant marmots reproduce on an annual basis, they can skip or fail reproduction one year depending on environmental and social conditions. For males, we used capture date to model time variation in body mass within the season. To support our choice to analyse sexes in two different models, we tested, although no such effect was expected to occur, the effect of reproductive status (non-reproducing vs. reproducing) on male summer body mass gain. Additionally, for both sexes, the year of capture and the orientation of the marmot territory (either in the valley or oriented south) were included in the model as fixed effects (Allainé et al. 1998). We did not include elevation or social status because the variation in elevation among territories was negligible at our study site and because we restricted the analysis to mature adults of the same social status (*i.e.*, dominant). Marmot identity was included as a random effect on the intercept to account for problems of both individual heterogeneity and pseudo-replication (*sensu* Hurlbert (1984)). We fitted one model for each sex, called “baseline model” before testing for chronological ageing and terminal decline of body mass.

1.2.2.2 Age-dependent senescence and terminal decline

We tested for the occurrence of chronological senescence by adding age effects to the sex-specific baseline model. We used Akaike Information Criterion (AIC) for model selection, considering the random effect as one parameter (Vaida and Blanchard 2005). We retained the model with the lowest AIC as the best model describing our data. When the difference in AIC between competing models was less than 2, we retained the simplest model (Burnham and Anderson 2002). AIC weight (w_i) was calculated for each model, giving its relative likelihood to be the best among the set of tested models. Age was included either as a linear, quadratic, smoothed term (using penalized regression splines in GAMM) or discrete factor to account for possible non-linear effects of age on body mass. We also fitted piecewise models where body mass was held constant up to a threshold age and from which body mass started to decrease. To fix the threshold value, we used the deviance profile of a model with a varying threshold (see Ulm (1989)). We selected the threshold age at the lowest deviance and added one extra parameter to calculate the AIC of the piecewise models. To assess the proportion of variation accounted for by a given model of age-specific body mass we performed an analysis of deviance (ANODEV; Skalski et al. 1993). ANODEV compares three models: the full age-dependent model including age as a discrete factor, the focal age-dependent model (*e.g.*, linear, quadratic, smoothed term or piecewise regression of body mass on age), and the age-independent model (*i.e.*, baseline model) to quantify how much of the age-specific variation in body mass is accounted for by any age nested models.

To test for terminal decline, we tested the changes in body mass using a two-level factor “last year of life”, indicating whether or not the body mass was measured during the individual’s last year before death (Weladji et al. 2006; Reed et al. 2008; Martin and Festa-Bianchet 2011; Nussey et al. 2011). This variable allowed us to compare the population average body mass during adulthood (constant until the individual starts to age) to body mass of individuals in their last year of life. This last variable can be combined with age to assess whether senescence involves a decline of mass scaled to the absolute age (*i.e.*, chronological senescence), a decline of mass scaled to individual age at death (*i.e.*, terminal decline), or both. We included marmot longevity in the “last year” or age-dependent model of body mass following van de Pol and Verhulst (2006)’s recommendations to account for

individual heterogeneity. As heavier individuals are expected to live longer, not accounting for selective disappearance could mask senescence (Vaupel et al. 1979; van de Pol and Verhulst 2006).

1.2.2.3 Sex-specific pattern of senescence

To investigate for sex-specific differences in senescence patterns, we compared chronological age and terminal decline between sexes and tested the null hypothesis that coefficients are equal using Wald tests (Agresti 2002). Parameter estimates of senescence and associated standard errors were thus extracted from sex-specific models and compared with a Wald-test. This method allows testing for differences according to a fixed factor when one cannot compute an explicit test from nested models, while taking into account the uncertainty around parameter estimates (Agresti 2002).

We performed all analyses using R 2.10.1 (R Development Core Team 2008) using the function `gamm` in the “`mgcv`” library for Generalized Additive Mixed Models (Woods 2006). Estimates are given as mean \pm 1 se.

1.3 Results

1.3.1 Intra-annual variation in body mass

Mean annual body mass varied over years in both sexes (from 1990 to 2011 for males: $F=2.6$, $df=21$, 173.48, $p<0.01$, and from 1992 to 2011 for females: $F=2.67$, $df=19$, 189.51, $p<0.01$). Reproductive status, as expected, had no effect on male summer body mass gain (difference in AIC values for models with and without interaction of reproductive status with date: $\Delta AIC<2$), supporting our choice to fit separate models for each sex. Therefore, the model for males only included a non-linear effect of date, describing a low increase in body mass at the beginning of the season followed by a strong increase during May-July (smoothed term: $F=71.64$, $df=2.51$, 173.48, $p<0.01$, see Appendix). On the contrary, the time variation of female body mass gain differed according to reproductive status (see Appendix). Non-reproducing females showed a non-linear increase in body mass, starting later and at a lower rate than males during May-July (smoothed term: $F=13.92$, $df=2.04$, 189.51, $p<0.01$). Pregnant females had a constant body mass during gestation from April 15th to May 30th (smoothed term: $F=1.17$, $df=1$,

189.51, $p = 0.28$). Lactating females started to increase their body mass once the young were born (between May 20th and July 15th). Body mass of lactating females increased linearly during May-June, at a lower rate than males, and decreased slightly from the end of June to July 15th when the pups emerge from the burrow (smoothed term: $F = 18.78$, $df = 3.45$, 189.51, $p < 0.01$).

No effect of territory orientation was detected on body mass in both sexes (valley versus south: males: -73.14 ± 79.74 , $F = 0.84$, $df = 1$, 172.53, $p = 0.36$, females: 20.48 ± 94.43 , $F = 0.05$, $df = 1$, 188.52, $p = 0.82$). Likewise, we did not detect any effect of the two-way interactions between the orientation, year, reproductive status and date of capture.

Longevity had no effect on body mass for male or female marmots (slope for males: 4.32 ± 24.58 , $F = 0.03$, $df = 1$, 115.76, $p = 0.87$; slope for females: 20.41 ± 20.54 , $F = 0.99$, $df = 1$, 118.93, $p = 0.32$) indicating that marmots living longer were not heavier at a given age than shorter-lived individuals. As including longevity restricted the dataset to individuals of known longevity (284 observations on 81 individuals) we only presented results obtained from the entire dataset (individuals of known age, 414 observations on 131 individuals, Tableau 5).

1.3.2 Chronological senescence and terminal decline

Male and female marmots showed different age-specific patterns of variation in body mass (Tableau 5, Figure 14). We found a clear decline in male body mass with increasing age. The quadratic model accounted for 65% of the observed variation in body mass with age, while the threshold model accounted for 58% (ANODEV, Tableau 5, Figure 14a). Average adult male body mass was $3,893 \pm 230$ g between 3 and 8 years of age (predicted average among years and the mean capture date), and decreased by about 75.0 ± 34.2 g per year (Figure 14a) from 8 years of age onwards, leading the oldest individuals to lose about 10% of their adult mass at the end of their life.

Consistent with the terminal decline hypothesis, males lost body mass during their last year of life (Tableau 5 and Figure 15). Observed variation in male body mass was satisfactorily explained by both absolute age and last year of life ($AIC_w = 0.58$). The best model describing male marmots body mass included both a quadratic effect of age (age: 146.20 ± 50.41 , $F = 9.19$, $df = 1$, 170.79, $p < 0.01$, age²: -10.20 ± 3.74 , $F = 8.21$, $df = 1$, 170.79, $p < 0.01$, Figure 14) and a terminal decline ($F = 8.29$, $df = 1$, 170.79, $p < 0.01$, Figure 15,

Tableau 5). Males lost 161.5 ± 58.1 g in their last year of life, corresponding to about 5% of their mass. There was no obvious link between age and last year of life (-39.24 ± 23.75 , $F=2.92$, $df=1$, 170.58 , $p=0.09$) indicating that the magnitude of the terminal decline was not much amplified at old ages.

Contrary to males, female body mass did not change with absolute age (linear age: 13.38 ± 12.46 , $F=1.15$, $df=1$, 188.76 , $p=0.28$, Figure 14b). The baseline model outperformed all other age-dependent models, including the full age-dependent model (all $\Delta AIC < 2$, Tableau 5). The average mass of females (predicted average between years at the mean capture date) across the entire life span was $3,641 \pm 140$ g for non-reproducing females and $3,696 \pm 147$ g for reproducing females. In addition, female mass did not show any evidence of terminal decline (estimated slope of 13.14 ± 56.75 , $F=0.054$, $df=1$, 188.48 , $p=0.82$, Figure 15). Adding longevity in the models did not improve the model fit.

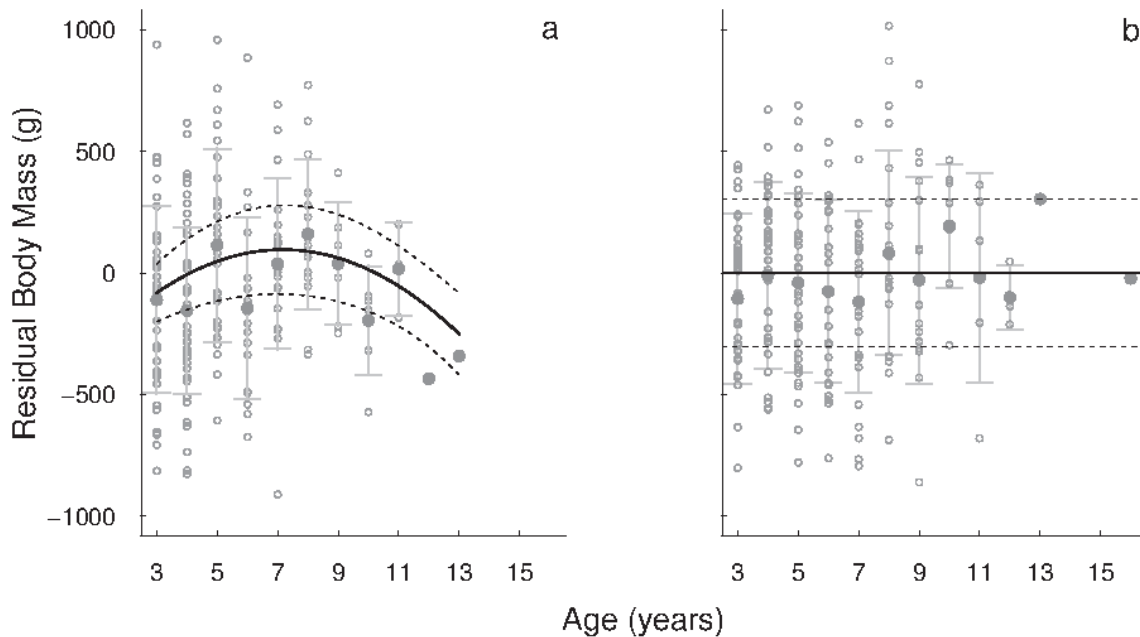


Figure 14 : Sex-specific body mass variation with age (once accounting for capture date, year and reproductive status – for females only). a) Male body mass. Thick line: prediction of the quadratic model (i.e., the best model) with confidence intervals within dotted lines. b) Female body mass. The best model suggests little influence of age on body mass (i.e., constant model). For both sexes, grey dots represent mean body mass variation per age and are equivalent to the model with age as a factor.

To confirm the robustness of our results independently of the few very old marmots, we removed the oldest individuals of both sexes (the only individual of 13 years for males and the two individuals of 13 and 16 years of age for females) and replicated our analyses. All results remained qualitatively unchanged.

Tableau 5 : Modeling age-specific pattern of body mass variation in male and female Alpine marmots (La Grande Sassièrre, French Alps) using Generalized Additive Mixed Models (GAMMs). The baseline model (Base: including year of capture as a factor for both sexes, date of capture for males and date of capture in interaction with reproductive status – non-reproducing, pregnant, lactating – for females) accounts for seasonal variation in body mass of both sexes. Age corresponds to a linear relationship between mass and age, Age² to a quadratic relationship with mass, F(Age) to the full age-dependent model (including age as a discrete factor), Threshold to the best piecewise regression model linking age and mass, s(Age) to a model linking mass and a smoothed term of age (using penalized regression splines in GAMM), and Last year of life to a relationship between mass and whether or not the individual is in its last year before death (see text for further details). The best model of age is bolded and the best model overall is highlighted in grey. Model selection has been performed using Akaike Information Criterion (AIC), and ΔAIC is the difference between each model AIC and the best model. Akaike weights (w_i) correspond to the relative likelihood of a model to be the best among the set of models tested. Base and F(Age) are used to calculate ANODEV providing the percentage of the age-specific variation explained by the model, they therefore have no associated value. k is the model number of parameters.

Model	Males <i>n</i> = 198 (70 individuals)				Females <i>n</i> = 216 (61 individuals)			
	<i>k</i>	ΔAIC	w_i	ANODEV	<i>k</i>	ΔAIC	w_i	ANODEV
Base	23	9.27	0.01	-	22	1.65	0.15	-
Age	24	11.26	0.00	0.00	23	2.42	0.10	0.06
Age ²	25	7.08	0.02	0.65	24	4.23	0.04	0.06
F (Age)	33	13.62	0.00	-	33	0.00	0.33	-
Threshold (8 years)	25	5.51	0.04	0.58	24	3.65	0.05	0.00
s (Age)	24	10.17	0.00	0.25	23	4.42	0.04	0.06
Last Year of Life (LYL)	24	5.99	0.03	-	23	3.60	0.05	-
Age + LYL	25	6.86	0.02	-	24	4.38	0.04	-
Age + Age ² + LYL	26	0.00	0.58	-	25	6.20	0.01	-
F(Age) + LYL	34	4.36	0.07	-	34	1.56	0.15	-
Threshold + LYL	26	3.52	0.10	-	25	5.59	0.02	-
s (Age) + LYL	25	3.34	0.11	-	24	6.32	0.01	-
Age * LYL	26	5.58	0.04	-	25	11.66	0.00	-

1.3.3 Sex-specific pattern of senescence

We found between-sex difference of body mass variation with chronological age (comparison of the second order polynomial terms of males and females: $z = -2.03$, $p = 0.04$), while the difference of terminal decline between sexes was lower but close to statistical significance (comparison of the “last year of life” effect for males and females: $z = -1.89$, $p = 0.06$).

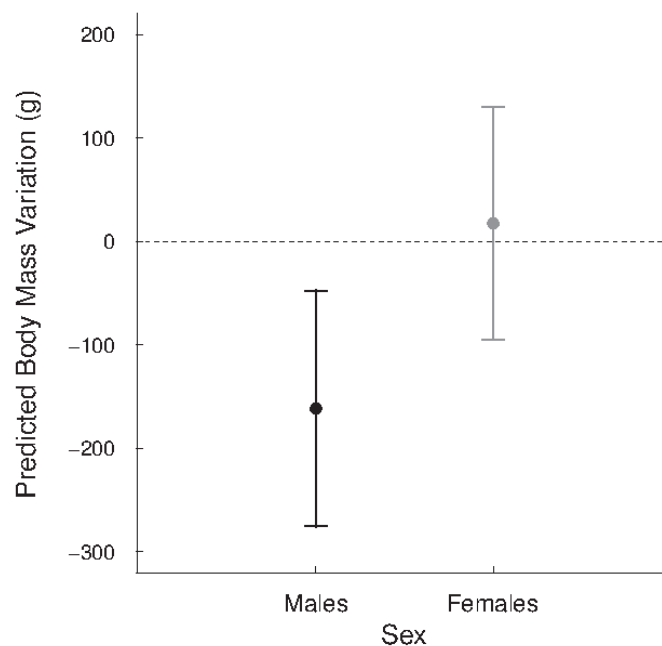


Figure 15 : Predicted body mass variation of male and female marmots in their last year of life once effects of capture date, reproductive status (for females only), year and chronological age (for males only) are accounted for (see text for further details). Models predictions (dots) and confidence intervals (error bars) are represented in black for males and in grey for females. The best model for males included a quadratic effect of age and a terminal loss of body mass. This last year effect was detected for males only.

1.4 Discussion

While evidence for senescence in mass has been previously reported in mammals (see Nussey et al. (2011) for a recent detailed analysis in female ungulates), previous studies focused on females and did not look for possible between-sex differences in ageing

patterns. However, Mason et al. (2011) recently analyzed age-specific variation in mass for Alpine chamois of both sexes and only found evidence of senescence in males. However, they did not look for combined effects of chronological age and terminal decline. We found clear evidence of chronological senescence of body mass in male marmots, a medium-sized social and hibernating mammal, but not in females (Figure 14). Based on our current understanding of life history evolution and sexual selection theory (Clutton-Brock and Isvaran 2007), this finding was unexpected for a monogamous and monomorphic species (average body mass of 3.9 and 3.7 kg at mean capture date for adult males and females, respectively).

From 8 years of age onwards, the body mass of males decreased slowly until the last year of life during which a marked terminal decline occurred (Figure 14a, Figure 15). By contrast, the body mass of females remained quite constant throughout their lifetime (Figure 14b, Figure 15). Overall, our results clearly demonstrate that the onset of chronological senescence in body mass occurs earlier (at least for marmots older than 8 years of age) and with a much higher intensity in males than in females. As body mass markedly influences reproductive success and survival of marmots (Armitage et al. 1976, Armitage 2003, Ozgul et al. 2010), we expect those fitness components to show senescence in males of this species, as reported in both sexes in several vertebrates (survival: Owens and Bennett (2002) in birds, Gaillard et al. (2003) in large herbivores, Ricklefs (2010a) in captive and wild vertebrates; reproductive performance: Berman et al. (2009) in seabirds, Nussey et al. (2009) in red deer).

While between-sex differences of ageing rates is the rule for different life history traits in a wide diversity of taxa including insects (Zajitschek et al. 2009), birds (Lecomte et al. 2010) and mammals (Clutton-Brock and Isvaran 2007), the mechanisms involved have not been yet identified (Bonduriansky et al. 2008). The intensity of sexual selection has been proposed to be a driver of the greater actuarial senescence reported in males of highly polygynous and/or dimorphic species (Clutton-Brock and Isvaran 2007). In the case of Alpine marmots, it could explain the chronological senescence in body mass we observe among males, even if the sexual size dimorphism is weak. The cost of territoriality is higher for males, as the annual probability for a dominant Alpine marmot of being replaced is about 8 % for females and 11% for males (Arnold 1990). Moreover, despite being monomorphic and socially monogamous, subordinates of the family group are potential competitors and dominants of both sexes try to suppress their reproduction (Arnold and

Dittami 1997; Hackländer et al. 2003). Dominant males also have to compete with males from outside the family that try to gain extra-pair copulations and to evict them (Goossens et al. 1998; Cohas et al. 2006; Lardy et al. 2012). The ability of dominant males to monopolize reproduction is inversely related to the number of subordinate males in the group (Cohas et al. 2006; Lardy et al. 2012). This unavoidable competition with subordinates and intruders is energetically costly for dominant males, which have to defend their territory and their female, beyond the mating period, during the whole active season (Arnold and Dittami 1997; Lardy et al. 2012); and seems to lead to long-term detrimental effect on summer mass gain of dominant males (Arnold and Dittami 1997). Hence, as an individual ages, its body mass will consistently decrease, therefore reducing its capacity to maintain dominance.

The occurrence of a terminal decline of body mass of males indicates that some particular events occur in short notice before the animal dies. This finding seems consistent with the “terminal illness” hypothesis proposed by Coulson and Fairweather (2001), taking the form of an increased winter mass loss with ectoparasite load, and thereby a decreased winter survival in marmots. However, Arnold and Lichtenstein (1993) did not find that the parasite load in Alpine marmots was greater for older individuals, and the terminal illness hypothesis is thus unlikely to explain between-sex differences of terminal decline.

Alternatively, and similarly to chronological senescence, an increase in intra-sexual competition might be involved in the terminal loss of body mass that usually precedes loss of dominance and death in marmots (Arnold and Dittami 1997; Allainé and Theuriau 2004; Lardy et al. 2012). The energy allocated by dominants in controlling subordinate reproduction and monopolizing breeding increases with the number of subordinate males in the group (Cohas et al. 2006; Lardy et al. 2012). Hence, male reproductive senescence has the potential to foster conflicts between dominant males and their competitors, young males being able to mate successfully with the dominant females only when the dominant male has impaired competitive abilities, as reported in feral fowl, *Gallus gallus* (Dean et al. 2010). Therefore, the intense intra-sexual competition that takes place at the beginning of the mating season (which corresponds to the emergence from hibernation) might accelerate body mass loss and lead to death of male marmots (Allainé and Theuriau 2004; Lardy et al. 2012). The rate of intra-sexual competition for territory and reproduction seems to be less important for females, which do not lose mass the year prior to death (Lardy 2012).

However, the rather sudden decline of mass we reported in male marmots might also involve an environmentally driven cause of death. Although we lack measurements of body mass at the exact time of entry in and emergence from hibernation, we suggest that winter survival and body condition at emergence could shape the observed sex-specific mass loss, either chronological or terminal, we reported here. Hibernation leads to decreased mortality and longer lifespan (Wilkinson and South 2002; Turbill et al. 2011) but also to costs in social species in relation to social thermoregulation (Armitage 2003; Zervanos and Salsbury 2003). As male marmots spend more energy in hibernation than do females (Arnold 1998; Arnold 1993; Zervanos and Salsbury 2003) they might pay the cost of being more active in social thermoregulation, in terms of somatic maintenance, by suffering more pronounced decline in body mass. We call for further investigation into that interesting avenue of research for comparative ageing.

Our findings of different senescence patterns between sexes point out the complexity of senescence mechanisms in free-ranging mammals. Our study of the monogamous and social Alpine marmot suggests that the mechanisms underlying between-sex differences in senescence might strongly differ depending on the species' life history. Moreover, contrasted environmental conditions among populations might also generate differential senescence rates in life history traits. Further studies will be required to assess the magnitude of variation in senescence rate across populations within a given species.

1.5 Appendix : Seasonal variation in body mass of Alpine marmots

As Alpine marmots hibernate between fall and early spring, they spend the active season accumulating enough fat for both surviving during hibernation and initiating reproduction the following year (Schwartz and Armitage 2005). Hibernation thus involves a cyclic pattern of body mass variation within a year that might confound age-specific variation. In this article we fit one model for each sex describing the seasonal growth patterns because of the marked between-sex difference and the effect of pregnancy on female body mass (see Article).

1.5.1 Methods

We used date of capture within a year as a proxy of emergence date, and Generalized Additive Mixed Models with cubic spline (GAMMs; Woods 2006) to assess patterns of summer mass gain. Based on field observations and on knowledge in related species (Boswell 1994), we expected a strong influence of female reproductive status on growth. Female body mass is expected to vary differently over time during gestation, lactation, and once the young are weaned. We hence used a three-level factor describing the reproductive status of females in interaction with date of capture to model the time-variation of body mass within a season according to whether the female raised no litter, was pregnant or was lactating. For males, the beginning of the mating season is synonym of intra sexual competition for mates. Average body mass can confer an advantage facing potential competitors, however we did not expect any effect of reproductive status on summer mass gain pattern (field observations; Boswell 1994). Nevertheless, we used capture date to model summer mass gain and tested the effect of a two-level factor (non-reproducing vs. reproducing) stating the reproductive status for male in interaction with date of capture. Additionally, for both sexes, the year of capture was included in the model as a fixed effect to account for yearly variation of body mass. We included marmot identity as a random effect on the intercept of each sex-specific model, to account for problems of both individual heterogeneity and pseudo-replication (*sensu* Hurlbert (1984)) generated by repeated measurements on the same animals.

1.5.2 Results

We found no effect of reproductive status on summer mass gain pattern for males ($\Delta AIC < 2$), emphasizing the sex-specific pattern of mass gain in summer. Therefore, only female mass gain was affected by their reproductive status.

Both sexes showed a low increase in mass until May 15th (Julian date 135). This can be related to the low accessibility and quality of forage at the beginning of the season, fostered by the beginning of the mating season and thus intra-sexual competition; but also to the low sampling size until this date. However, after May 15th males body mass varied in relation to date, with a low increase at the beginning of the season when they weigh around 400g less than their average annual body mass, followed by a strong increase in body mass

during May-July until July 15th (smoothed term: $F= 71.64$, $df= 2.51$, 173.48 , $p< 0.001$, Figure 16).

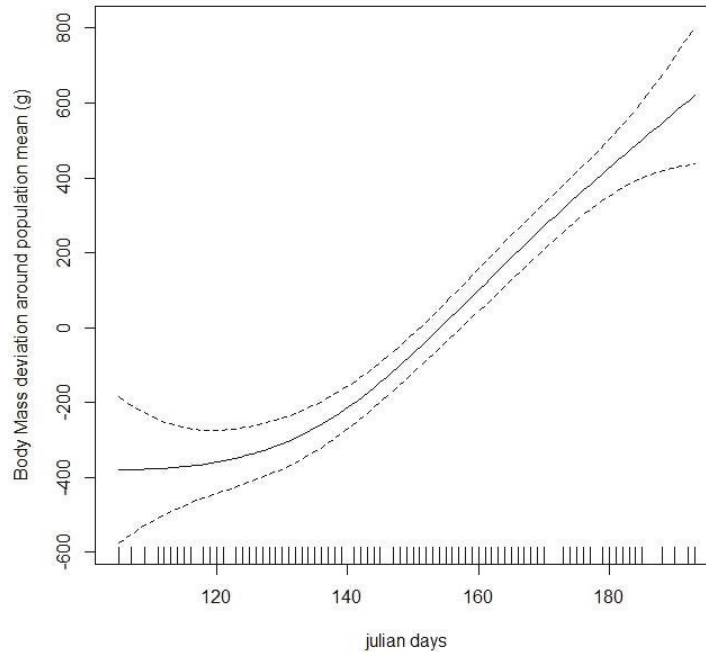


Figure 16 : Male body mass gain in summer. Partial effect of male body mass variation with Julian date (interval of time in days since January 1st, between April 15th and July 15th) around their mean body mass (centered on 0), once accounted for year effects. Male body mass consistently increases from emergence (when they weight around 400g less than their mean annual body mass) to the end of the captures (when they weight around 700g more than their mean annual body mass). The figure displays the predictions from the best GAMM (continuous line), and the 2 standard error bounds of the predictions from the best model (dotted lines).

In contrast, female summer mass gain was strongly related to reproductive status (Figure 17). Body mass of pregnant females remained almost constant in time until their young were born in May (smoothed term: $F= 1.17$, $df= 1.00$, 189.51 , $p= 0.28$, Figure 17b). On the contrary, the relationship between body mass and date of capture showed a positive relationship for lactating females (smoothed term: $F= 18.78$, $df= 3.45$, 189.51 , $p<0.01$, Figure 17c). Lactating female body mass increased linearly during May-June, at a lower rate than males, and decreased slightly from the end of June to July when the pups emerge from the burrow; probably due to increased time spent vigilant. Females having no litter showed similar growth patterns to males (smoothed term: $F= 13.92$, $df= 2.04$, 189.51 , $p<$

0.01, Figure 17a) starting a bit later at the beginning of the season until May 10th, and with a slower linear increase of body mass from mid-May to mid-July.

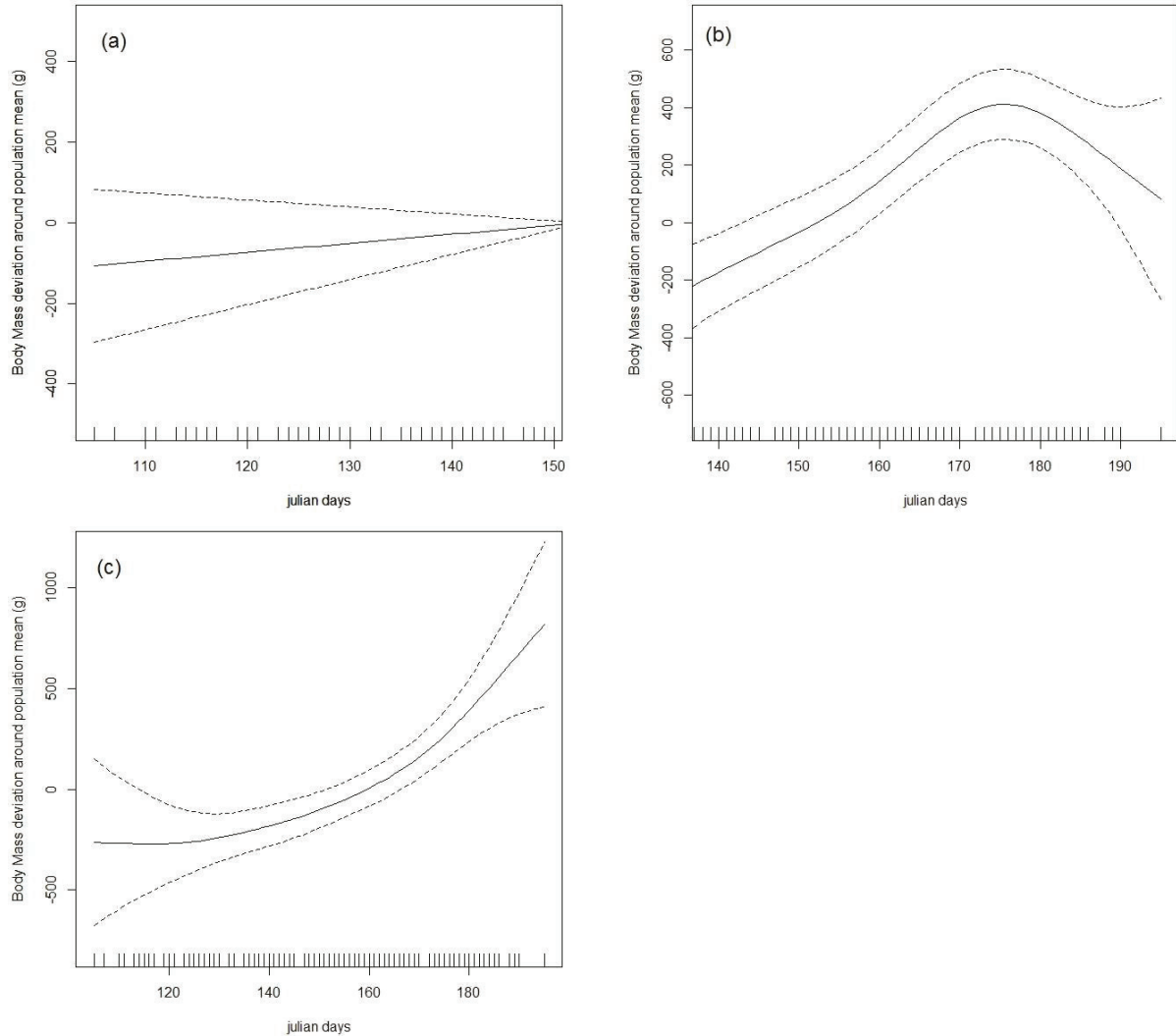


Figure 17 : Female body mass gain in summer according to their reproductive status. Partial effect of body mass variation with Julian date (interval of time in days since January 1st) around their mean annual body mass (centred on 0) according to gestation status, once accounted for year effects. (a) Female body mass slightly increases during gestation (between April 15th and May 30th), (b) increases linearly during lactation until (between May 20th and May 25th), then slightly decreases until July 15th, (c) and consistently increases from emergence onwards when they are non-reproducing (between April 15th and July 15th). For (a), (b) and (c), the thick line corresponds to the prediction from the best GAMM, and the 2 standard error bounds of the predictions from the best model are in dotted lines.

Summer mass gain markedly varied between sexes and these between-sex differences of seasonal growth were mostly due to reproductive status. Contrary to yellow-

bellied marmots that do not grow until post-lactation (Armitage et al. 1996), female Alpine marmots did not gain mass during gestation, as already observed in this population by Allainé et al. (1998), and started growing during lactation. Our field observations indicate that lactating females spend a lot of time into the burrow where they likely care for young and lactate them. The reduced time devoted to forage by mothers during lactation likely explain the smaller mass gain during this period compared to non-reproducing females. Our results are, however, consistent with the behavioural observation of MacWhirter (1991) on Columbian ground squirrel and our own field observations that foraging activity increases after gestation.

1.6 Addendum: effets du climat sur la masse corporelle

Dans ce chapitre, nous avons démontré l'existence de patrons de sénescence divergents entre les sexes chez une espèce monogame et monomorphe. Ce résultat est plutôt inattendu pour ce type d'espèce et souligne d'autant plus l'importance de prendre en compte la structure d'âge des populations dans les études de dynamique des populations. La forte sénescence observée chez les mâles pourrait par exemple fragiliser ces derniers vis-à-vis des conditions environnementales. Les individus sénescents ont une fitness moindre et sont en général plus sensibles à la stochasticité environnementale car ils contribuent moins aux variations du taux de croissance de la population.

Dans le chapitre 1 nous avons testé les effets du climat sur le poids des mères. Après avoir testé un certain nombre d'indices climatiques caractérisant les conditions de printemps (Température et précipitations en avril, indice de sécheresse entre avril et juin, NDVI en avril et valeur maximale du NDVI pendant la saison), nous avons trouvé un fort effet additif positif de la température et des précipitations en avril sur la masse corporelle des femelles (chapitre 1). Plus les précipitations et la température sont élevées en avril, plus la masse corporelle augmente après l'émergence (voir Article 1). Les variables climatiques locales semblent donc avoir la même influence sur le poids que chez la marmotte à ventre jaune (Ozgul et al. 2010). Malgré cela, la taille de portée a tendance à diminuer (Chapitre 1), et nous n'avons pas trouvé d'effet de l'interaction entre âge et climat.

Il serait nécessaire d'étendre l'étude des variations du poids en fonction des changements climatiques à tous les individus (tous âges) ; tout de suite à l'entrée et à la sortie d'hibernation. En effet, nos mesures du poids sont prises trop tard pour rendre compte précisément de la masse résiduelle en fin d'hibernation (voir « améliorations techniques »). Hors c'est cette masse résiduelle qui semble varier avec la rigueur hivernale et dont dépendent les marmottes alpines pour initier la reproduction (Humphries et al. 2003).

CHAPITRE 3 : SURVIE ANNUELLE ET SOCIALITÉ

Survival of Alpine marmots (*Marmota marmota*) decreases with climate change: toward an optimal group size?

Marion Tafani • Aurélie Cohas • Christophe Bonenfant • Jean-Michel Gaillard • Dominique Allainé. *Draft*

Ce chapitre contient une version préliminaire de l'article concernant les effets du climat sur la survie des différentes classes d'âges de notre population de marmotte alpine. Il s'inscrit dans la suite logique de l'étude des paramètres démographiques de la population en lien avec le climat.

Abstract. Climate has repeatedly been reported to be a major driver of variation observed in demographic parameters over a large taxonomic range of species. However, it is difficult to draw general conclusions while climatic constraint and demographic response of species can greatly differ between species and among latitudes. Alpine species are exposed to a highly seasonal climate. Hibernating species have slower speed of life compared to similar-sized non-hibernating and should be less sensitive to environmental variations. Yellow-bellied marmot populations in the US have recently been shown to benefit from an earlier growing season through a better body condition. However, we demonstrate here that the reverse mechanism is happening in a population of Alpine marmots, a species with a higher degree of sociality (French Alps). Unexpectedly, the current trend towards more severe winter conditions is associated with a continuously decreasing juvenile survival, suggesting that hibernation does not provide an efficient protection of marmots against climatic harshness. On the contrary, apparent survival of subordinate adults is slightly increasing, independently from the weather. This emblematic species of the Alps may face a critical future under the actual global warming, but alternative responses are discussed in the light of sociality. Climatic conditions and sociality are discussed as main drivers of life history evolution in this species.

Marion Tafani, Aurélie Cohas, Christophe Bonenfant, Jean-Michel Gaillard, Dominique Allainé. **Survival of Alpine marmots (*Marmota marmota*) decreases with climate change: toward an optimal group size?** *Draft*

1.1 Introduction

Climate change is known to shape demographic rates of a wide range of species (Parmesan 2006). However, weather variables involved and timing of species response to climate can greatly vary among species and locations (Coulson et al. 2000; Morris et al.

2008; Martínez-Jauregui et al. 2009; Ozgul et al. 2010; Barbraud et al. 2011). In particular, species living at high altitude or latitude have limited geographic range sizes, tend to be geographically isolated and are well adapted to cold environments (Theurillat & Guisan 2001). Thus, climate change could have marked effects on northern species (Inouye et al. 2000; Farand et al. 2002; Walther et al. 2002; Humphries et al. 2004; Ozgul et al. 2010; Barbraud et al. 2011), and species range sizes are predicted to shrink (Johnston et al. 2012). To address conservation issues (Araujo et al. 2004) and achieve robust projections about future population status, the biological mechanisms associated with a given response to climate change must be identified (Hulme 2005; Sutherland 2006).

At high latitudes, the balance between the harshness of winter conditions and amount and quality of resources during the growing season is crucial (Saether 1997; Schwartz & Armitage 2005). The underlying processes most frequently involved in demographic responses to climate are based on resource abundance and quality during the growing season and winter severity (Loison & Langvatn 1998; Pettorelli et al. 2005c; Grøtan et al. 2008). However, response to climate change can strongly vary when including demography heterogeneities (Coulson et al. 2001). In age-structured populations, the relative importance of survival and recruitment, as well as the environmental conditions effects on performance, can vary a lot among demographic classes (Coulson et al. 2001; Pelletier et al. 2012). For example, young and old age classes were the most sensitive to weather conditions and density in soay sheep (Coulson et al. 2001).

Comparative analyses based either on simulations (Tuljapurkar et al. 2009) or case studies (Morris et al. 2008) have shown that short-lived species should be more sensitive to climate change than long-lived species, suggesting a buffering effect of generation time on environmental variation. Factors or traits leading to increase generation time are thus expected to dampen the influence of climatic variation. Among these traits, hibernation (Turbill et al. 2011) has been shown to be associated with slower speed of life. Hence, for a given niche or location, non-hibernating species can face adverse effects of a harsh winter while hibernating species would remain isolated from climatic conditions (Humphries et al. 2004). Likewise, sociality can influence the response to environmental variations. Sociality occurs when the relative benefits of living in groups exceed the costs. Sociality has been shown to enhance female reproductive success in cooperatively breeding species when group size is optimal (Silk 2007; Clutton-Brock 2001), while little influence has been reported on actuarial senescence (Sharp & Clutton-Brock (2010) for a case study on

meerkats) or longevity (Blumstein & Møller (2008) for a comparative analysis on birds). However, whether sociality allows coping better with climatic variation has not been yet investigated (Silk 2007). Finally, the same climatic variation can have different impact according to species life history and location (Coulson et al. 2001; Grøtan et al. 2008; Martínez-Jauregui et al. 2009; Coulson et al. 2001), emphasizing the need of local and individual long-term demographic data to predict the response to future climate change (Martínez-Jauregui et al. 2009).

Here we used a 20 year-long monitoring of Alpine marmots (*Marmota marmota*), including more than 1,000 individuals to investigate the age specific response of survival rate to weather conditions. Alpine marmots cope with winter harshness by hibernating into burrows (from mid October to early April). This might be a successful life history tactic in face of the current climate change, as illustrated by the related yellow-bellied marmots in Rocky Mountains, which increased in number during recent years (Ozgul et al. 2010). As climate change is marked in French Alps, we predicted (1) all age classes to respond to climatic variations in different ways, according to the canalization theory, (2) we expect survival to depend primarily on spring and summer conditions, respectively at the entry and at emergence from hibernation, when marmots build body fat reserves for the next hibernation, and less on winter conditions (Inouye et al. 2000; Humphries et al. 2004); and (3) we predict helpers to buffer juvenile survival against climatic variations because they warm up the burrow during hibernation. Indeed, marmot sociality has evolved in response to environmental conditions, favoring social thermoregulation under harsh climate (Barash 1974).

1.2 Methods

1.2.1 Study species

Alpine marmots are cooperative breeders, territorial and socially monogamous (Allainé 2000). They live in family groups composed of a dominant breeding pair, sexually mature and immature subordinates, and young of the year (Perrin et al. 1993). The size of a family group varies from two to twenty individuals (Perrin et al. 1993). Mating occurs shortly after the end of hibernation in mid-April. Gestation lasts 30 days followed by 40 days during which pups remain inside the burrow for lactation. Emergence of the pups

occurs in mid-June. Reproduction is highly skewed towards the dominant breeding pair because dominant individuals inhibit the reproductive ability of subordinates through aggressive behaviour (Arnold & Dittami 1997; Hacklander et al. 2003). Subordinates reach sexual maturity at two years of age. Since subordinates of both sex rarely inherit dominance in their natal territory (only about 5% and 12% for males and females, respectively; Magnolon 1999), most of them disperse from two-years old onwards (Frey-roos 1998; Magnolon 1999). Subordinates participate in raising pups with different roles for males and females. Members of a family group hibernate in the same burrow from mid-October to mid-April alternating torpid and euthermic phases (Arnold 1988), but with a higher frequency for subordinate males. The number of subordinate males therefore increases juvenile winter survival through social thermoregulation during hibernation (Arnold 1988, 1993; Allainé 2000; Allainé & Theuriau 2004).

1.2.2 Study site and field methods

The study site is located in La Grande Sassièrè Nature Reserve (French Alps, 45°29'N, 6°59'E) at 2300 m a.s.l.. From 1990 to 2011, individuals were monitored by a capture-mark-recapture protocol. Marmots were trapped each year from mid-April to mid-July using two-door, live-capture traps. Traps were baited with dandelion *Taraxacum densleonis* and placed near the entrance of the main burrow of each family group to assign trapped individuals to their family. Once captured, individuals were tranquillised with Zolétil 100 (0.1 mL.Kg⁻¹) and individually marked with a numbered ear tag and a transponder (model ID100, TrovanTM, Germany) for permanent individual identification (see Cohas et al. (2006)). Trapped individuals were sexed and aged based on their size up to three years of age. Body size allowed us to categorize individuals as juveniles (i.e., young of the year), yearlings (i.e., born in the previous year), two-years-old or adults (i.e., older than 2 years). Social status was assessed by scrotal development for males or lactation status for females. However, as extra-pair paternity can occur in the studied population (Cohas et al. 2006), we used daily observations of scent marking and aggressive behaviours to confirm the dominance status of individuals (Bel et al. 1999). The composition of about 30 different families was precisely determined from capture-recapture data combined with intensive field observations. We monitored pups of the year at their first emergence from

the burrow (40 days after birth) starting from mid June until mid July. For these analyses, we considered 1,049 different individuals captured between 1990 and 2011.

1.2.3 Climatic indices and trends over time

Survival of Alpine marmots was estimated between spring at year t and the following spring at $t+1$. We considered three seasons with a potential impact on the survival of Alpine marmots: summer at year $t-1$ when marmots are building fat reserves from mid-June to late August; winter during hibernation between December of year $t-1$ and March of year t ; and the early spring of year $t+1$ at the emergence from hibernation, starting from mid-April. We used both local weather and global indices to assess the magnitude of climate change (Hallett et al. 2004; Martínez-Jauregui et al. 2009). Daily precipitation, air temperature, and snow depth were all recorded from the weather stations of Tignes and Val d'Isère, located 5 km away from the study site. Principal Component Analyses (PCA) were performed separately for each season to obtain integrative indexes of seasonal weather conditions (weather packages sensu Stenseth & Mysterud (2005)). Winter, spring, and summer were represented by the first Principal Components of the respective PCAs (Figure 18). The winter index included monthly average of rainfall and air temperature, the number of days under -10°C , average snow depth, snow depth variance, and the North Atlantic Oscillation index (NAO; Hurrell 1995), all from December of year $t-1$ to March of year t . Average temperature and precipitations were calculated from April to mid-June to characterize the spring index; in addition to the Bagnoul-Gaussen Index (BGI; Bagnouls & Gaussen 1953), the number of days with an average air temperature under 5°C during a month (degree-day 5°C) and the NAO. The summer index, measured from mid-June to August at year $t-1$, included monthly average temperature, precipitations, NAO and summer BGI, to assess vegetation quantity and summer drought (Garel et al. 2004; Toïgo et al. 2006).

We used linear models to test for temporal trends in climatic variables. When a significant trend was detected, we used the residuals from the regression between the climatic variable and year as a “de-trended variable” instead of the raw values (Fritts 1976). The de-trended variable is the temporal variation of a climatic variable around its trend, de-trending is advised to avoid spurious correlations between survival and climatic covariates (Grosbois et al. 2008).

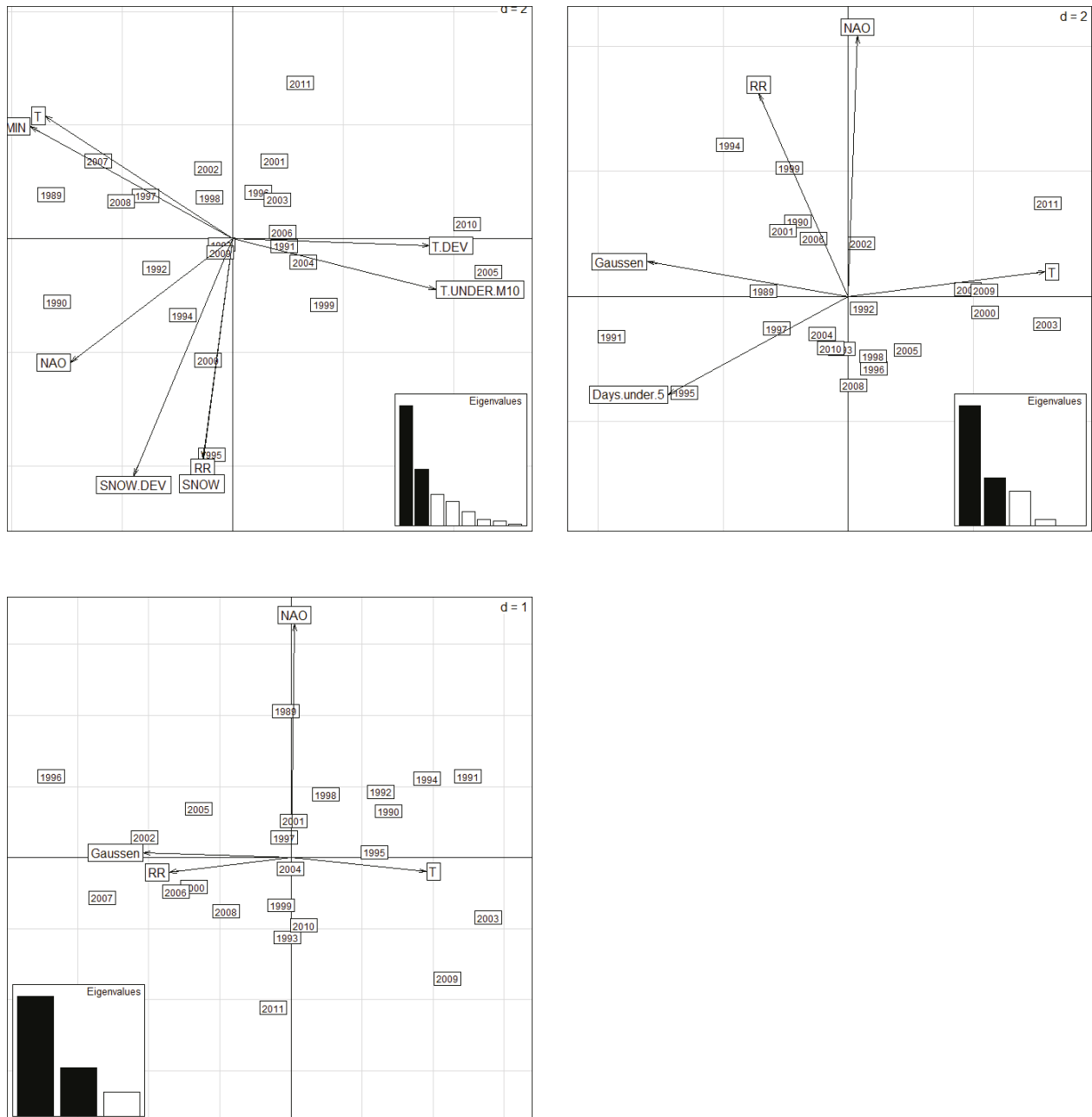


Figure 18 : Seasonal indices (two first Principal Components). Indices are built upon Principal Component Analyses using local weather variables as loadings. In each panel the x and y axis represent respectively the first and second Principal Components (PC), and arrows represent the relative contribution of climatic covariates to PCs. Eigenvalues give the relative percentage of total inertia carried by each PC. Individual climatic variables are measured from (a) December to March for the winter index, (b) April to mid-June for the spring index, and (c) mid-June to August the year before for the summer index. T= temperature, RR= precipitations, T.MIN = minimum temperature, T.UNDER.M10 = cout of days under -10°C, T.DEV = temperature deviation, SNOW.DEV= snow deviation, Gaussen= Gaussen index, Days.Under.5= Degree Day 5 (count of days under 5°C).

1.2.4 Effect of climate on survival and access to dominance

1.2.4.1 Modelling survival

Because recapture rate of marmots is smaller than 1, we used multi-state capture-recapture model (MS-CR; Lebreton et al. 2009) to investigate annual survival (Ozgul et al. 2006; Cohas et al. 2007b). By using MS-CR, we could estimate age-specific survival of subordinate and dominant individuals separately, while accounting for the change in social status from subordinate (*s*) to dominant state (*D*) that affects both survival and capturability of individuals. A MS-CR model corresponds to a transition matrix and associated vectors of survival, transition rates, and capture probabilities as follows:

$$\begin{bmatrix} \Psi^{ss} & 1 - \Psi^{ss} \\ 1 - \Psi^{DD} & \Psi^{DD} \end{bmatrix}_t \begin{bmatrix} \Phi^s \\ \Phi^D \end{bmatrix}_t \begin{bmatrix} p^s \\ p^D \end{bmatrix}_t \quad \text{eqn1}$$

where capture (*P*), apparent survival (*Φ*), and state transition conditional to survival (*Ψ*) probabilities are defined as: p_t^a , the probability that an individual in state *a* in year *t* is captured during that year, Φ_t^a , the probability that an individual in state *a* in year *t* survives and does not permanently emigrate from the study area between *t* and *t+1* and Ψ_t^{ab} , the probability that an individual in state *a* in year *t* is in state *b* in year *t+1*, given that it survived and did not permanently emigrate from the study area between *t* and *t+1*.

Since marmots of less than three years of age have never been identified as dominant (Farand et al. 2002; Stephens et al. 2002; Grimm et al. 2003), the transition between social status was set to 0 for individuals younger than two years old. Similarly, since dominant marmots never revert to subordinate state (Arnold 1993; Farand et al. 2002; Stephens et al. 2002; Grimm et al. 2003), we fixed state transition probabilities from dominant to subordinate at zero ($\Psi^{Ds} = 1 - \Psi^{DD} = 0$) for individuals older than two years. We only had the probability of staying subordinate (Ψ^{ss}) to estimate (see Cohas et al. (2007)).

We first tested whether a full time dependant model fitted our data (Burnham et al. 1987). The Goodness-Of-Fit (GOF) test was performed using U-CARE (Choquet et al. 2005a). We then selected the most parsimonious model from our global model that did not include effects of climate. Following Burnham and Anderson (2002), we reduced the number of parameters of the global model by considering only *a priori* biological hypotheses based on our field experience and the literature (Arnold 1993; Farand et al.

2002; Stephens et al. 2002; Grimm et al. 2003; Allainé and Theuriau 2004). We considered age, time and sex effects and their interactions on all capture and survival probabilities, as well as the effect of the presence of helpers on juvenile survival (Allainé et al. 2000; Allainé and Theuriau 2004). For recapture rate, since over the course of the study the amount of time spent on the field changed, we considered time as a categorical variable with four levels; 1991-1992, 1993-1996, 1997-2007 and 2008-2011. Thus, the most general model was $p_{age*t*sex}^s \Phi_{[age1*h+age2-4]*t*sex}^s \Psi_{age3-4*t*sex}^{ss} , p_{age3-4*t*sex}^D \Phi_{age4*t*sex}^D \Psi_{age3-4*t*sex}^{sD}$ (Tableau 6). We used the Akaike's Information Criterion corrected for small sample size (AICc) for model selection (Johnson & Omland 2004).

1.2.4.2 Modelling survival variations with climate

We investigated the effects of weather and climate on the survival of each of the four age-classes and for both sex, by replacing time variable by the different climatic covariates. We performed the analyses for each age class separately as differential effects of climate could be expected according to age (see Gaillard et al. (2000) for a review on large mammalian herbivores). We tested the effects of climatic variables with an analysis of deviance (ANODEV; Skalski et al. 1993). ANODEV is a comparison between the model with climatic covariates, and both the constant (*i.e.*, null model) and the time-dependent (*i.e.*, including year as a discrete factor) models. The corresponding F-statistic tests the null hypothesis that the climatic covariate has no effect on survival. The r^2 of the ANODEV quantifies how much of the temporal variation in survival is accounted for by each climatic model.

All statistical analyses were performed using R 2.14.2 software (R Development Core Team 2011). All MS-CR models were fitted with the generalized logit link function, using M-SURGE 1.8.5 (Choquet et al. 2005b). All tests are two-tailed until otherwise stated and the level of statistical significance set to 0.05. Parameter estimates are given as mean \pm standard error.

1.3 Results

1.3.1 Selection of the global model

The two components of the GOF tests were not rejected suggesting that the full time-dependent model ($p_t^s \Phi_t^s \Psi_t^{ss}, p_t^D \Phi_t^D \Psi_t^{sD}$; Pradel et al. 2003) appropriately fitted our dataset. The most parsimonious model of capture probability model included the effects of age (four age classes), sex and time (four-level variable) (Tableau 6a). The most parsimonious model describing survival included the effect of age (four age classes), social status of adults, and of the presence of helpers on juvenile survival (Tableau 6b). The most parsimonious model for transition between subordinate and dominant status only included the effect of age (four age classes; Tableau 6c).

Tableau 6 : Capture, survival and state transition model for an Alpine marmot population in La Grande Sassi re, French Alps. Model selection based on AICc for the five best capture models (a), survival models (b), and state transition models (c) nested in the most global model $P_{age*t*sex}^S \Phi_{[age1*h+age2-4]*t*sex}^S \Psi_{age3-4*t*sex}^{SD}, P_{age3-4*t*sex}^D \Phi_{age4*t*sex}^D \Psi_{age3-4*t*sex}^{SD}$ where P , Φ , Ψ stand respectively for capture, survival and state transition probability. The subscripts age, sex, h, t and tcl stand respectively for age (categorical variable with 1, 2, 3 and 4 standing for juveniles, yearlings, 2 years of age and adults), sex, helpers, time, and time as a categorical variable (three modalities: 1990-1991, 1992-1996, 1997-2007). The subscript * indicates interactive effects. The superscripts s and D stand for subordinate and dominant states.

(a) Capture model		k	Deviance	AICc	AICc-weight
<i>B</i>	$P_{age+tcl}^S P_{age4+tcl}^D$	17	4268.77	4303.36	0.03
<i>p2</i>	$P_{age+sex+tcl}^S P_{age4+sex+tcl}^D$	18	4265.17	4301.84	0.07
<i>p3</i>	$P_{age+sex*tcl}^S P_{age4+sex*tcl}^D$	21	4253.98	4296.88	0.84
<i>p4</i>	$P_{age*sex+sex*tcl}^S P_{age4*sex+sex*tcl}^D$	25	4251.25	4302.52	0.05
<i>p5</i>	$P_{age*tcl+sex*tcl}^S P_{age4*tcl+sex*tcl}^D$	33	4238.16	4306.37	0.01
(b) Survival model		k	Deviance	AICc	AICc-weight
<i>B</i>	$\Phi_{age1*h+age2-4+t}^S \Phi_{age4+t}^D$	41	4193.93	4279.35	0.70
<i>Φ2</i>	$\Phi_{age1*h+age2-4+sex+t}^S \Phi_{age4+sex+t}^D$	42	4193.46	4281.05	0.30
<i>Φ3</i>	$\Phi_{[age1*h+age2-4]*sex+t}^S \Phi_{age4*sex+t}^D$	48	4188.38	4289.08	0.01
<i>Φ4</i>	$\Phi_{age1*h+age2-4+sex*t}^S \Phi_{age4+sex*t}^D$	62	4175.94	4307.87	0.00
<i>Φ5</i>	$\Phi_{[age1*h+age2-4]*sex+sex*t}^S \Phi_{age4*sex+sex*t}^D$	68	4169.67	4315.25	0.00
(c) State transition model		k	Deviance	AICc	AICc-weight
<i>B</i>	Ψ_{age3-4}^{SD}	21	4254.01	4296.89	0.36
<i>Ψ2</i>	$\Psi_{age3-4+sex}^{SD}$	22	4251.38	4296.36	0.47
<i>Ψ3</i>	$\Psi_{age3-4*sex}^{SD}$	23	4251.26	4298.34	0.17
<i>Ψ4</i>	$\Psi_{age3-4*t}^{SD}$	61	4200.61	4330.28	0.00
<i>Ψ5</i>	$\Psi_{age3-4*sex*t}^{SD}$	103	4162.85	4389.52	0.00

Average recapture probabilities increased with year from 0.66 ± 0.08 to 0.79 ± 0.06 in recent years. Recapture probabilities decreased with age from 0.90 ± 0.03 for juveniles to 0.67 ± 0.05 for subordinate individuals (of two years and older) and did not markedly depend on social status (being 0.61 ± 0.08 for dominants). Between-sex differences of recapture rates across all ages were weak (0.67 ± 0.07 for females vs. 0.63 ± 0.07 for males). Average survival increased with age from 0.56 ± 0.02 for juveniles with helpers (vs. 0.45 ± 0.03 without helpers) to 0.79 ± 0.03 for yearlings. Survival of older marmots then decreased to 0.54 ± 0.03 for subordinates and remained constant at 0.79 ± 0.02 for dominants. Average survival is similar between sexes. Survival corresponded to the true survival for juveniles

and for yearlings because natal dispersal in marmots does not occur prior to two years of age, and for dominant adults since breeding dispersal does not occur any more. Survival of subordinate marmots aged two years and older is apparent survival and may be lowered because of dispersal. Indeed, dispersing individuals either find a new territory to establish, die, or leave the study area and are no longer monitored. Finally, the average transition from subordinate to dominant status decreased from 0.45 ± 0.04 for two year-olds to 0.32 ± 0.07 for older individuals.

1.3.2 Climatic trends

We searched for linear trends in climatic variables to assess the pattern of variation in climate in our study area. Among all variables we considered, winter principal components increased over years (PCA axis 2: 0.10 ± 0.04 , $p=0.02$, $r^2=0.19$, Figure 18a), mostly driven by the decline in winter snow depth (from December to March), which decreased by 1.85 ± 0.71 (1 SE) cm per year from 1991 to 2011 ($r^2 = 0.22$; note that 1990 with an exceptionally mild winter was considered as an outlier); and the decline in North Atlantic Oscillation index (-0.10 ± 0.03 , $r^2=0.35$) towards harsher winters with lower temperatures favouring frost but not snow. Spring principal component increased over years (PCA first axis: 0.16 ± 0.05 , $p=0.003$, $r^2=0.32$, Figure 18b), involving warmer springs from April to mid-June, mostly driven by the increase in April air temperature (0.17 ± 0.04 °C per year from 1990 to 2011, $r^2 = 0.47$). The summer principal component decreased over years (PCA second axis: -0.10 ± 0.02 , $p<0.001$, $r^2=0.45$, Figure 18c), indicating wetter and milder summers in recent years. Overall, the increase in spring temperature associated with a thinning snow layer in winter we report in our study area matches the overall pattern of climate change observed by climatologists in the Alps (Beniston et al. 2003; Laternser and Schneebeli 2005).

1.3.3 Annual trends in survival probability

We analysed trends and climatic effects from 1996 onward while keeping all 1990-2011 years in the model, for all age-classes, because of sparse data before 1996 (1990-2010 trend: r^2 dev= 0.22, 1996-2010 trend: r^2 dev=0.34). Juveniles Survival, when they are hibernating with helpers, decreased at a lower rate (-0.061 ± 0.022) than juveniles

hibernating alone (-0.078 ± 0.022). Two years old and older subordinates survival increase slightly from 1996 to 2011 (0.045 ± 0.034). By contrast, we did not find any trend in survival over the 1996-2011 period in yearlings (-0.005 ± 0.045) and dominant adult (-0.034 ± 0.037).

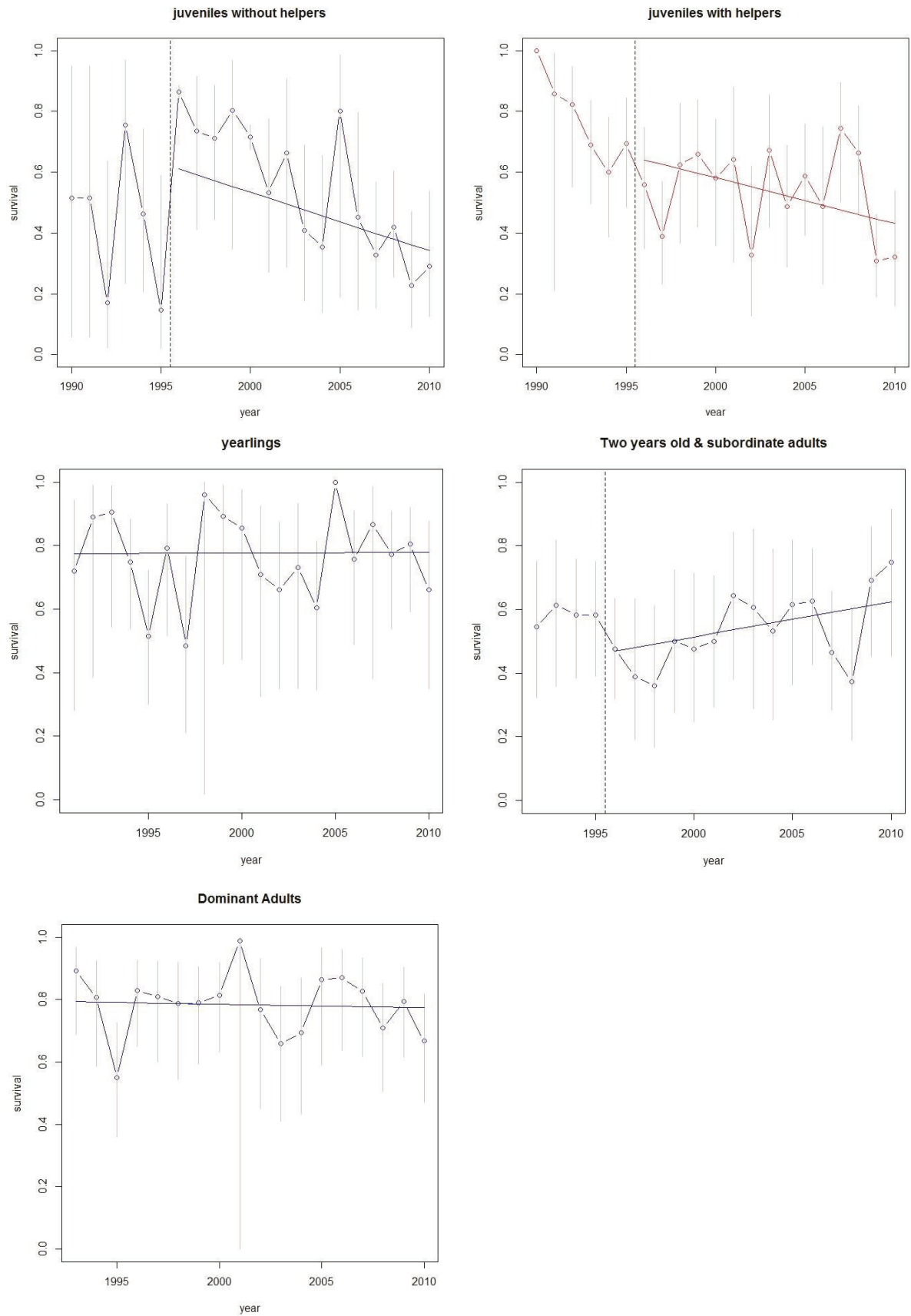


Figure 19 : Time variation in survival of Alpine marmots from 1996 to 2010 in La Grande Sassi re (French Alps). (a) juveniles, (b) yearlings, (c) two years old and subordinate adults, and (d) dominant adults.

1.3.4 Weather-survival relationship

As predicted climate affected survival of the youngest individuals (juveniles and yearlings) to a greater extent than survival of adults. Contrary to our expectation, juvenile survival was driven by winter severity (winter index axis 1 and 2, $r^2 = 31\%$, Tableau 7). Winters characterized by low and variable winter temperatures and a thin snow cover (Figure 20) reduced juvenile survival when they hibernate with helpers while juvenile survival of marmots hibernating without helpers remained low independently of the weather (winter index PCA first axis: without helpers: -0.115 ± 0.142 ; with helpers: -0.220 ± 0.107 ; PCA second axis: without helpers: -0.124 ± 0.188 ; with helpers: -0.378 ± 0.146 ; Figure 20). Spring index had a positive effect on juvenile survival when they had no helpers (without helpers: 0.218 ± 0.166 ; with helpers: 0.077 ± 0.133 ; Figure 20; Tableau 7). Moreover, summer conditions, especially summer temperatures, had a negative effect on juvenile survival (without helpers: -0.109 ± 0.172 ; with helpers: -0.232 ± 0.114 ; Figure 20; Tableau 7). We found globally more effects of climate on juveniles hibernating with helpers than without.

Yearling survival was more sensitive to spring than winter or summer conditions and was positively associated with spring precipitations and temperatures at the time of emergence (spring index, PCA first axis: -0.320 ± 0.238 , PCA second axis: 0.349 ± 0.304 ; Figure 20; Tableau 7).

We could not detect any climatic effect on survival of two years and older subordinate marmots (see Tableau 7). Dominant adults, while being less sensitive to climate than young individuals, responded both to winter and summer conditions (Tableau 7). High summer temperatures improved survival of adults (0.243 ± 0.160 ; Figure 20; Tableau 7). Additionally, a thin snow cover in winter tended to decrease the survival of adults (-0.458 ± 0.322 ; Figure 20; Tableau 7).

Tableau 7 : Model selection based on AICc for the best climatic models for each age class (juveniles, yearlings, two years old and older subordinates, and dominant adults Alpine marmot). For each age class the model presented are: the full time dependant model (Φ_t), the linear trend over time (Φ_{Trend}) and the model including climatic variables. For the latter models, the effect of each principal component (PC) on survival variation was assessed. When it is not precised, only the first axis of the PC is presented, meaning that the second axis had no significant impact on survival. When a trend was detected both in the response and in the climatic variable, the model included both the trend (linear effect of year) and the de-trended climatic variable (therefore adding one parameter to the model). For each model, R² indicates the ANODEV (analysis of deviance) value for the climatic variable effect on survival variation (in reference to the trend when the variable was detrended or else to the constant model). K= number of parameters, Dev= model deviance, Slope = direction of the slope.

Models	AICc	K	Dev	R ²	Slope
Φ_t	4297.26	20	4256.44		
<i>Juveniles</i>					
Φ_t	4307.44	61	4181.78		
Φ_{Trend}	4278.58	24	4229.41	0.34	-
$\Phi_{WINindex}$ (PCA axis 1)	4278.16	25	4226.64	0.11	-
$\Phi_{WINindex}$ (PCA axis 2)	4275.55	25	4224.28	0.16	-
$\Phi_{WINindex}$ (1) + $\Phi_{WINindex}$ (2)	4272.54	26	4217.06	0.31	-
$\Phi_{SPRindex}$ (PCA axis 1)	4280.30	25	4229.03	0.06	+
$\Phi_{SPRindex}$ (PCA axis 2)	4290.17	24	4243.09	0.19	+
$\Phi_{SUMindex}$ (PCA axis 1)	4287.63	24	4240.55	0.22	-
$\Phi_{SUMindex}$ (PCA axis 2)	4280.41	25	4229.14	0.06	+
$\Phi_{WINindex}$ (1) + $\Phi_{WINindex}$ (2) + $\Phi_{SPRindex}$ (PCA axis 2) + $\Phi_{SUMindex}$ (PCA axis 1)	4277.34	31	4213.39	0.39	
<i>Yearlings</i>					
Φ_t	4315.82	41	4230.40		
Φ_{Trend}	4300.78	23	4253.70	0.01	0
$\Phi_{WINindex}$	4300.47	23	4253.39	0.01	-
$\Phi_{SPRindex}$ (PCA axis 1)	4298.94	23	4251.86	0.08	-
$\Phi_{SPRindex}$ (PCA axis 2)	4299.19	23	4251.02	0.07	+
$\Phi_{SUMindex}$	4300.71	23	4253.64	0.00	
<i>Subordinate Adults</i>					
Φ_c	4320.80	40	4237.55		
Φ_{Trend}	4299.49	22	4254.50	-0.03	+
$\Phi_{WINindex}$	4301.40	23	4254.32	0.01	
$\Phi_{SPRindex}$	4301.48	23	4254.40	0.01	
$\Phi_{SUMindex}$	4301.30	22	4256.31		
<i>Dominant Adults</i>					
Φ_c	4317.81	40	4234.56		
Φ_{Trend}	4300.49	22	4255.51		0
$\Phi_{WINindex}$ (PCA axis 1)	4301.37	23	4256.29		
$\Phi_{WINindex}$ (PCA axis 2)	4299.86	23	4252.78	0.13	-
$\Phi_{SPRindex}$	4301.40	23	4256.32		
$\Phi_{SUMindex}$ (PCA axis 1)	4299.01	22	4254.03	0.07	+

1.4 Discussion

Environmental conditions mostly influenced juvenile survival. Moreover, while spring conditions affected positively young age classes through earlier access to food resources, the decrease we observed in juvenile survival was mostly driven by winter severity, characterised here by low temperatures coupled with a thinner snow layer.

1.4.1 General model

Survival increased with age from around 50% for juveniles to 79 % for adult dominant marmots. As for other mammals (Gaillard et al. 2000), the most critical period for Alpine marmots was just after birth, while adult survival was quite high. Alpine marmots follow the same demographic pattern as large mammalian herbivores with a quite stable adult survival over years and a more variable juvenile survival (Gaillard et al. 1998, 2000; Ozgul et al. 2010a). For juvenile marmots, gaining sufficient mass to survive their first hibernation is critical, knowing that Alpine marmots may lose up to 30% of their fall body mass during hibernation (Arnold 1990). Therefore, spending their first hibernation with helpers increased their survival probability by around 10% (this study), supporting the helper hypothesis proposed in the literature (Arnold 1988, 1990; Allainé and Theuriau 2004).

1.4.2 Opposite trends depending on social status

In line with the critical periods we identified above, only juvenile and subordinate marmots' survival showed a trend over years, further confirming their greater sensitivity to environmental changes. The continuous decrease of juvenile marmot survival from 1996 to 2011 we found, could generate dramatic consequences on marmots' population dynamics (Gaillard et al. 1998; Ozgul et al. 2006). Our result greatly differs from the observed growing population of yellow-bellied marmots in the Rocky Mountains (Ozgul et al. 2010). The absence of helpers does not only lead to reduced chances of surviving during hibernation, but it also amplifies the decline in survival we observed in recent years (Allainé & Theuriau 2004; this study). Contrary to juveniles, apparent survival of subordinate marmots' slightly increased over years from 1996 onwards. This increase of

apparent survival could be the result of a growing number of subordinates staying in their natal territory, therefore delaying dispersal.

1.4.3 Winter conditions matter

As Alpine marmot hibernate socially in a burrow during winter, we predicted survival to be buffered against harsh winter conditions compared to non-hibernating similar-sized species (Humphries et al. 2004). However, we found that winter severity was the key driver of the decline in juvenile survival. Harsh winters decreased juvenile survival, even when hibernating with helpers. During hibernation, Alpine marmots have to spend energy for maintaining body temperature above 5°C when the burrow temperature decreases (Arnold 1988, 1993; Arnold et al. 1991). A thick snow cover can provide an important insulation against low temperatures for hibernating marmots in their burrow (Tafani et al. *in press*). The observed trend is actually the reverse, with more severe winters and less snow, as reported by climatologists in the Alps (Beniston et al. 2003). Once marmots have reached one year of age, their survival probability strongly increases and is less constrained by climatic variations (Ozgul et al. 2006; Borrego et al. 2008, this study). This can potentially indicate that marmots older than juveniles have reached a sufficient body mass to survive winter season under most conditions (Schwartz & Armitage 2005).

On the other hand, early spring melt followed by a relatively warm and wet spring season after hibernation benefited to young age classes. An early snowmelt in spring associated with the increased temperatures we observed in spring corresponds to an earlier access to food resources and an enhanced vegetation growth. At high altitude, the timing and length of the growing season is crucial for marmots to reach a sufficient body mass to reproduce and survive the following hibernation (Barash 1974; Schwartz & Armitage 2005). Therefore, spring conditions at emergence from hibernation can help pups and also older individuals to cope with the demanding winter period, during which their survival chances are lowest. This result is supported by a previous studies, which showed that an earlier access to food and a better quality forage increase body condition, and thereby survival and reproduction, of most species with northern distribution ranges (Bradshaw et al 2006; Parmesan et al. 2006). Therefore, especially after a harsh winter, an early removal of snow can facilitate the compensation in mass loss suffered during hibernation (Tafani et al. *in press*) and therefore increase chances of survival. Moreover, summer conditions seem

to have adverse effect on juvenile and older individuals. Juveniles may suffer high temperatures because of their difficulty to thermoregulate efficiently. However, this could also be an indirect effect of drought through vegetation quality.

Despite the trend towards earlier spring season and the positive effect it can have on marmot population, winter severity accounted for the greatest part (20%) of the variation we observed in juvenile survival. Hence, with the higher frequency of severe winters in recent years, populations of alpine marmot will have to face further decrease unless they improve the efficiency of hibernation for the youngest and lightest individuals. Nevertheless, the increase in subordinate survival seems not to be climatically-driven, suggesting that some compensatory mechanism occurs at the population level.

1.4.4 Toward an optimal group size

The absence of climatic effect on two years and older subordinate marmots could be explained both by the lower sample size of this social class, due to the absence of data concerning the fate of subordinates after dispersal. However, the opposite temporal pattern between survival variation in juveniles and in subordinates (Figure 19) is noteworthy. As helpers are supposed to increase juvenile survival through more frequent arousal in the burrow during hibernation (Arnold 1988; Allainé and Theuriau 2004), we would expect their survival to decrease with an increasing effort in thermoregulation to compensate for increasing winter harshness. We found the opposite result, apparent survival increases with winter harshness. Because apparent survival mixes dispersal and true survival, the improved survival of subordinates could be a consequence of a change in marmot social strategy. Dispersal being costly in terms of survival, delaying dispersal could be beneficial for marmots living at high altitude when the chances to gain reproduction in another territory are low and the chances to survive winter while hibernating alone are weak (Arnold 1993). Thus, reproductive adults (dominants) are supposed to tolerate longer stay of their offspring in the territory to improve their lifetime reproductive success through a higher pup survival (Barash 1973, 1974; Arnold 1993). Subordinates might thus choose to stay longer in their natal territory to avoid the costs of dispersal (quite high in adverse environments) and by gaining indirect fitness through survival of related individuals (Barash 1973, 1974; Arnold 1993). As subordinates' presence increase juvenile survival

during winter (Allainé & Theuriau 2004), the trend we found here could also be an attempt to buffer the low juvenile survival in recent years.

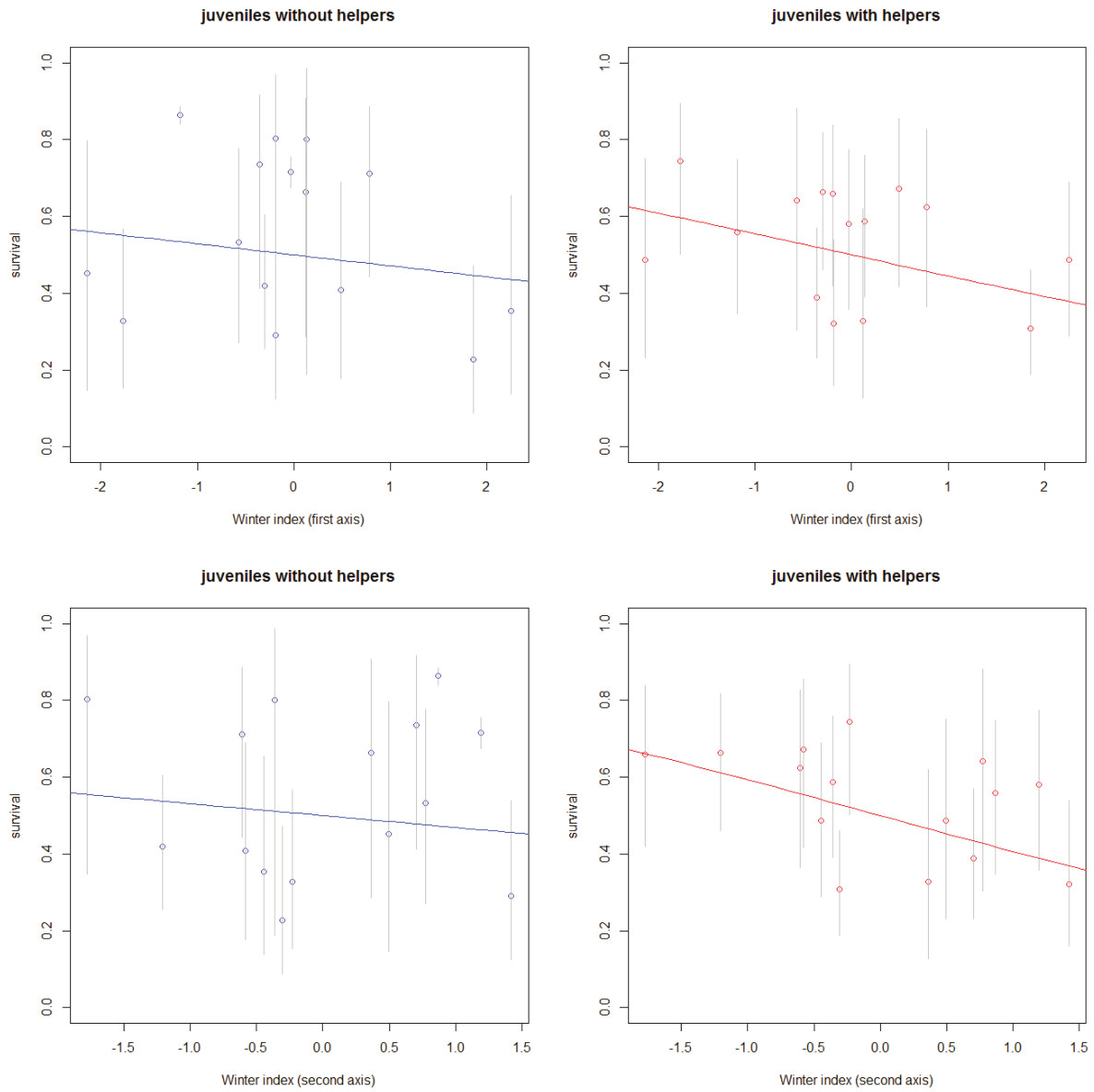
1.4.5 Conclusion

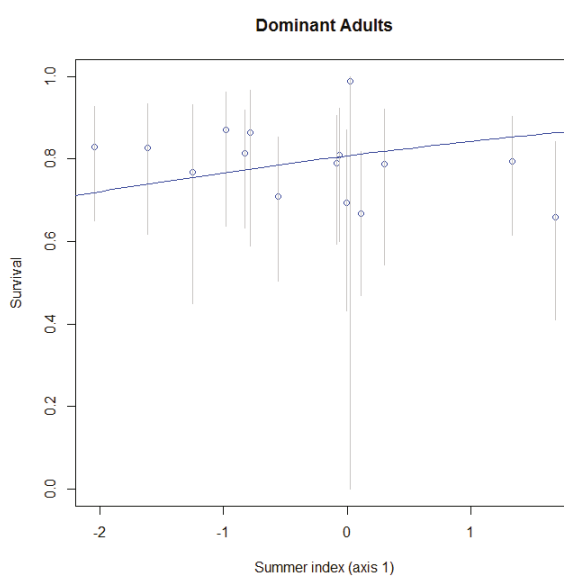
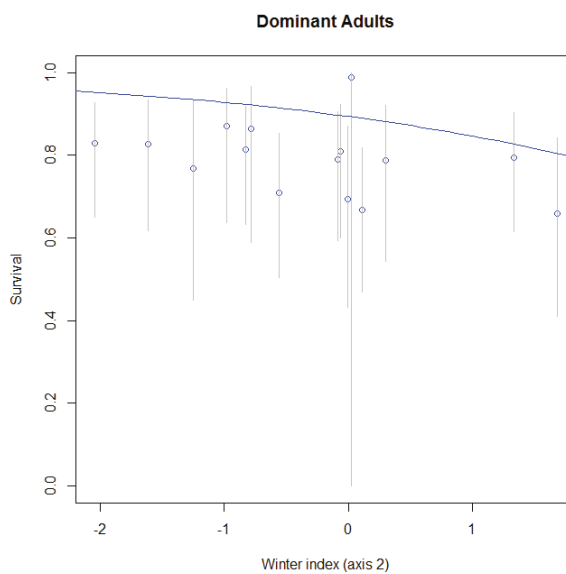
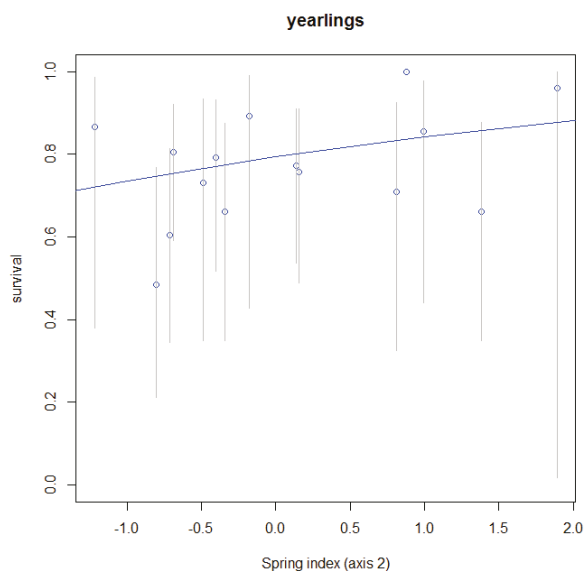
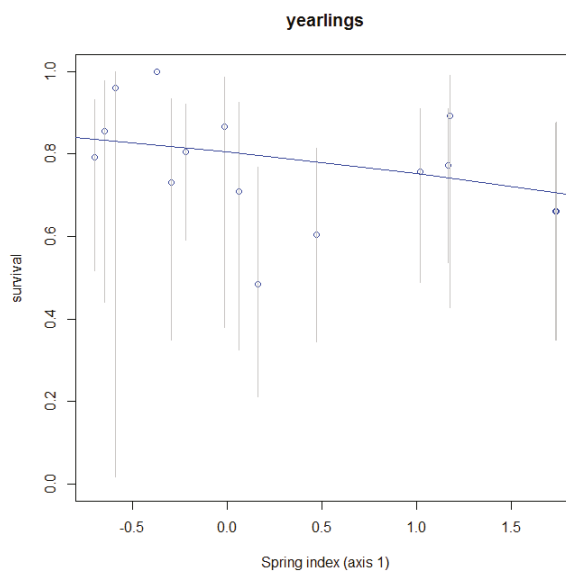
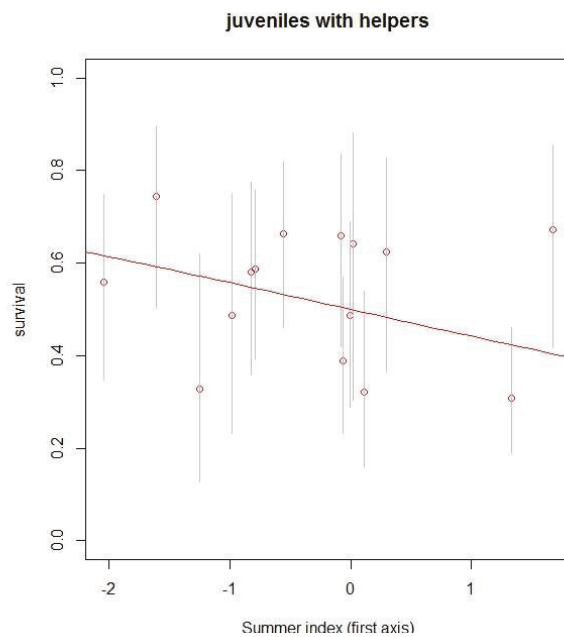
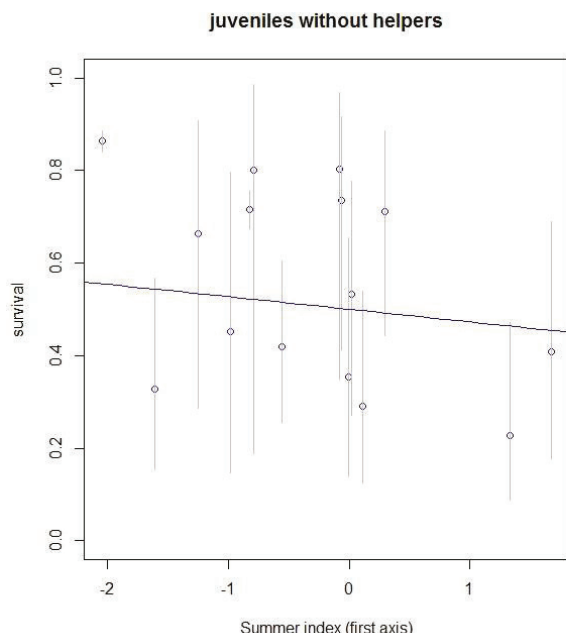
The rapid and constant decline of juvenile survival with winter severity can have adverse consequences on alpine marmots' population dynamics. However, there are several options for marmots to cope with adverse conditions. Subordinate individuals can choose to help raising young or to disperse, buffering the decline of juvenile survival or increasing their own, depending on environmental conditions. Contrary to yellow-bellied marmots, which currently have increasing populations, the future of alpine marmots is more blurred. Life history traits and sociality can thus influence the response to climatic variations and make difficult generalisations over species, location and life history strategies.

Tableau 8 : Abbreviations used in models notations.

<i>Abbreviations</i>	<i>Meanings</i>
p	capture probability
Φ	survival probability
$1 - \Phi$	mortality probability (encompass both mortality and dispersal probabilities for individuals older then two year of age)
Ψ	state transition conditional to survival probability
<i>Subscript</i>	
age	age as a four modalities categorical variable
age1	age from 0 to 1 year
age2	age from 1 to 2 years
age3	age from 2 to 3 years
age4	age of 3 years and older
agex-y	age from age x to age y
agex,y	age x and age y
sex	sex
t	time
tcl	time as four modalities categorical variable (1990 and 1991, 1992 to 1996, 1997 to 2006 and 2007 to 2011)
h	helpers as a three modalities categorical variable (presence, absence, unknown)
*	interactive effect
+	additive effect
<i>Superscript</i>	
s	subordinate status
D	dominant status

Figure 20 : Variation in Alpine marmots' survival probability with climate according to age class in La Grande Sassi re, French Alps. Estimations from best climatic models for juveniles, yearlings, subordinate adults and dominant adults.





1.5 Addendum

Dans cet article, nous avons montré que la survie des individus dépendait de leur âge. Ce sont principalement les juvéniles qui semblent affectés par le climat avec une survie annuelle en baisse à cause des conditions hivernales de plus en plus rigoureuses et des étés de plus en plus secs. Finalement, chez la marmotte alpine, le poids des femelles à la sortie d'hibernation, la taille de portée et la survie juvéniles semblent diminuer, et ce en grande partie à cause de mauvaises conditions hivernales (faibles températures et fine couche de neige).

Nous avons utilisé pour cet article des « weather packages » (sensu Stenseth and Mysterud (2005)) afin de caractériser les trois saisons d'intérêt pour la survie de la marmotte alpine. Cependant, le message pourrait être simplifié, et plus aisément comparé à l'article 1, en utilisant des variables simples (température, hauteur de neige...) comme nous l'avons fait précédemment pour le chapitre 1. Nous avons choisi ces indices car ils semblaient mieux caractériser les variations de survie notamment chez les juvéniles ($R^2=31\%$ pour les deux axes de l'ACP d'hiver, contre 10% pour la neige seule par exemple (non publié)), ce qui montre bien qu'il existe une corrélation forte entre les variables météorologiques hivernales et qu'elles peuvent avoir un rôle complexe sur la survie chez la marmotte alpine. En effet, la couche de neige peut par exemple avoir un rôle plus ou moins isolant selon son épaisseur mais aussi selon la température extérieure (voir chapitre 1, appendice 4).

1.6 Résumé des effets du climat sur une population de marmotte alpine

En résumé :

- Les femelles sont en moins bonne condition corporelle en sortie d'hiver suite à des hivers de plus en plus rigoureux (avec une épaisseur de neige qui diminue mais des températures hivernales qui n'augmentent pas) ; ce qui a tendance à faire diminuer la taille de portée moyenne au cours du temps.
- La condition corporelle des individus dépend des conditions environnementales mais également de l'âge et du sexe des individus. Malgré un système de reproduction monogame et un dimorphisme sexuel peu marqué, seuls les mâles montrent des signes de sénescence à un âge avancé. La forte compétition entre les mâles pour le maintien de la dominance accroît la perte de masse de ces derniers qui les entraînent rapidement à leur éviction puis à leur mort.
- La survie juvénile diminue au cours du temps et cette diminution est plus rapide pour les individus qui hibernent seuls. Des hivers de plus en plus rigoureux diminuent les chances des juvéniles d'arriver à l'âge à adulte. La survie apparente des subordonnés a tendance à augmenter peut être pour pallier à cette diminution de survie juvénile ou bien pour diminuer les risques de mortalité dus à la dispersion.

**CHAPITRE 4 : QU'EN EST-IL CHEZ UNE ESPECE
SYMPATRIQUE NON HIBERNANTE DE GRANDE
TAILLE ? VERS UNE COMPARAISON
INTERSPECIFIQUE DANS L'ARC ALPIN**

Variable responses to environmental variations across Alpine ibex populations in the Alps.

Marion Tafani, Christophe Bonenfant, Jean-Michel Gaillard, Aurélie Cohas, Anne Loison, Carole Toïgo Dominique Allainé. *Draft*.

1.1 Présentation de l'espèce et de l'étude

1.1.1 Brève présentation du bouquetin des Alpes

Le bouquetin des Alpes (*Capra ibex ibex*) est un ongulé de la famille des bovidés et de la sous famille des Caprinés (Figure 21). Il occupe une grande partie de l'arc alpin (France, Italie, Suisse, Autriche, Allemagne, Slovénie, Bulgarie). On le retrouve principalement dans les milieux ouverts tels que les pelouses alpines mais aussi dans les falaises, entre 800 et 3300m d'altitude.

Le bouquetin des Alpes présente un fort dimorphisme de taille et d'ornements. Les mâles pèsent entre 65 et 110kg tandis que les femelles pèsent de 40 à 50kg. De même, les cornes des mâles sont beaucoup plus longues (en moyenne 80cm) que celles des femelles (25cm). Ses sabots à la sole large et élastique lui permettent d'être très à l'aise sur les parois rocheuses escarpées ; par contre, il est beaucoup moins à l'aise sur la neige dans laquelle il s'enfonce à cause de son poids (Couturier 1962).

L'habitat du bouquetin inclut plusieurs quartiers, parfois éloignés de plus de 10km, selon la saison. De fin novembre à début janvier tous les animaux vont se rassembler sur les quartiers de rut. Ensuite les bouquetins se cantonnent dans des quartiers d'hivernage, d'abord des crêtes déneigées par le vent, puis des falaises exposées au sud. Au printemps, lorsque la neige commence à fondre, le bouquetin descend pour brouter les nouvelles pousses. Il remontera ensuite au fur et à mesure de la croissance de la végétation pour rejoindre les quartiers estivaux, situés à haute altitude. Le régime alimentaire du bouquetin des Alpes varie suivant les saisons en fonction des disponibilités. Au printemps, la végétation est abondante et de haute qualité nutritive tandis qu'en hiver, elle est plutôt rare et à forte teneur en fibre. Le régime alimentaire hivernal du bouquetin n'arrive donc pas à couvrir ses besoins énergétiques, qui sont principalement couverts par les réserves de graisse accumulées pendant la saison de croissance de la végétation (au printemps). Ainsi entre le début et la fin de l'hiver, les femelles peuvent perdre jusqu'à 30%, et les mâles jusqu'à 40% de leur poids (Couturier, 1962).

Le bouquetin des Alpes vit le plus souvent en hardes dont la taille et la composition varient au cours des saisons. De mi-décembre à mi-janvier, c'est la période du rut. Les mâles se déplacent entre les groupes de femelles et forment des paires temporaires avec les femelles en œstrus, ils pratiquent le «tending» (Toïgo 1998). La participation des mâles au

rut est liée à leur statut social, les mâles les plus lourds (et par conséquent souvent les plus vieux) se reproduisent d'abord, ce qui permet de minimiser les conflits (Toïgo 1998). Les femelles s'isolent ensuite pour mettre bas début juin ; puis elles se regroupent pour former les chevrées (hardes composées de mères avec leur cabri, femelles sans cabri, jeunes d'un et de deux ans et parfois, de mâles de 3 à 5 ans), dans des zones peu accessibles. Les femelles donnent généralement naissance à un cabri au mois de juin (gestation 175 à 180 jours) capable de suivre sa mère moins d'un jour après sa naissance (Couturier, 1962). La maturité sexuelle est atteinte à 1 an et demi pour les deux sexes. En règle générale les femelles mettent bas pour la première fois à la fin de leur deuxième année et se reproduisent presque chaque année.

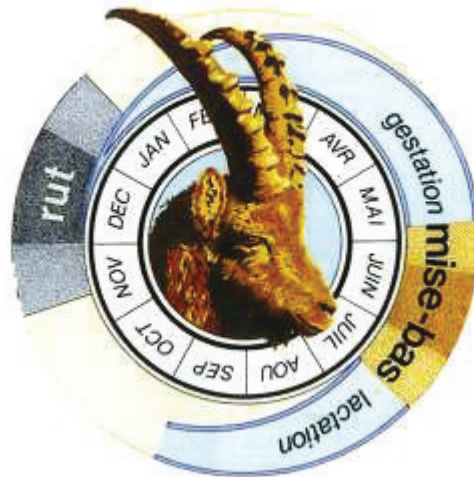


Figure 21 : Photo d'un mâle adulte (crédit : lumière des Alpes) et cycle de vie du bouquetin des Alpes (*Capra ibex*) (Dessin : Robert Corti).

Les populations de bouquetin des Alpes que nous allons étudier dans ce chapitre sont réparties dans deux grands Parcs Nationaux français : la Vanoise et les Ecrins. Le suivi des populations est assuré (de manière inégale, voir la section « methods » de ce chapitre) par les parcs et l'ONCFS (Organisme National de la Chasse et de la Faune Sauvage). La plupart des suivis sont de type Capture Marquage Recapture (par piégeage ou

téléanesthésie). Le nombre et la fréquence des captures sont cependant limitées par l'accessibilité du terrain. Des campagnes de comptage (à vue) sont régulièrement effectuées sur le terrain (en général une par an).

1.1.2 Présentation de l'étude

Dans cet article, nous étudions l'effet des variations environnementales sur quatre populations de bouquetin des Alpes. Chaque population est fortement structurée par l'âge mais également par son statut : stable, ou encore en colonisation (récemment réintroduite). L'hétérogénéité démographique entre les populations peut faire varier la réponse des populations aux variations environnementales. Il est donc intéressant de voir s'il est possible de retrouver des patrons communs liant environnement et succès reproducteur, entre différentes populations d'une même espèce, réparties dans le massif Alpin français.

A l'heure actuelle, cet article est encore très préliminaire, des analyses supplémentaires seront nécessaire pour clarifier le message global et améliorer les modèles. Cependant, les résultats préliminaires sont intéressants puisqu'il existe de nombreux points communs entre les réponses de chaque population au climat. De plus, le statut de la population modifie fortement les effets de l'âge sur les paramètres démographiques, ce qui souligne la nécessité de tenir compte de tous ces facteurs structurant lors de l'étude des effets du climat sur les populations.

Cet article est également un point de départ à l'étude d'autres espèces de la communauté d'herbivores alpins. Le bouquetin a une stratégie d'histoire de vie très contrastée avec la marmotte alpine. Les femelles pèsent environ dix fois plus lourd qu'une marmotte alpine et leur temps de génération est généralement plus long (mais pas beaucoup plus comme nous le verrons). A terme il serait intéressant de pouvoir comparer les réponses de la communauté entière au climat et de voir s'il est possible de classer ces réponses selon un gradient de stratégies d'histoire de vie.

Marion Tafani, Christophe Bonenfant, Jean-Michel Gaillard, Aurélie Cohas, Anne Loison, Carole Toïgo and Dominique Allainé. Variable responses to environmental variations across Alpine ibex populations the Alps. <i>Draft</i>
--

1.2 Introduction

Projections of climate change predict an increase in temperature of 0.2°C in average per decade over the 21st century, leading to a shortened snow season (up to three months shorter in northern Europe) even if increased precipitations in winter can slow down this change (IPCC 2007). As climatic variation is known to affect plant and animal populations through changes in life history traits under various climatic regimes (Coulson et al. 2000; Altwegg et al. 2006; Morris et al. 2008; Ozgul et al. 2010; Simard et al. 2010; Barbraud et al. 2011), long-term climatic trends should select individuals to adapt to altered seasonal rhythm (Bradshaw & Holzapfel 2006; Parmesan 2006) by either moving or evolving. Alpine biome is characterised by a highly seasonal climate at a high altitude, with a strong gradient of temperatures along the day, and an important snow cover during winter. Northern species are thus submitted to severe climatic events, conditioning both their survival in winter and their ability to reproduce the following year (Inouye et al. 2000; Humphries et al. 2004; Martin & Wiebe 2004; Jenouvrier et al. 2009; Rode et al. 2010).

The year of Alpine species can be divided into two contrasting periods that are critical for survival and reproductive success. On one hand, the winter severity has been shown to reduce survival, body condition and reproduction of many mountain ungulates (Coulson et al. 2000; Tavecchia et al. 2005; Grøtan et al. 2008; Wilson et al. 2009; Hamel et al. 2010; Simard et al. 2010), birds (Martin & Wiebe 2004; Altwegg et al. 2006; Novoa et al. 2007; Barbraud et al. 2011) and other species (Ozgul et al. 2010; Kneip et al. 2011); while on the other hand temperature or rainfall during the growing season has been shown to affect reproductive success, through variation in resource quality and availability (Martin and Wiebe 2004; Pettorelli et al. 2007; Ahola et al. 2009; Ozgul et al. 2010; Kneip et al. 2011). Besides, a trade-off is likely to occur between reproductive success at a given growing season, and survival over the following winter because reproducing successfully prevents females to have enough time to replenish body reserves and reach the body condition threshold that secures survival over the winter. Thus, time is critical and a strong selection for early breeding should occur. In accordance, the timing of breeding has been reported to become early in response to earlier start of spring for several taxa (Bradshaw & Holzapfel 2006).

Northern ungulates are submitted to extreme winter conditions, and thus rely on a short growing season to accumulate body fat to both start reproduction and face harsh

conditions in winter (Saether 1997). While adult survival is generally high and stable, yearly variation in juvenile survival is often the key parameter of large herbivores dynamics (Gaillard et al. 2000). Hence, components of reproductive success (productivity and offspring survival) have to be considered when assessing the impact of climate change on population dynamics (Gaillard et al. 1998). As most alpine ungulates are capital breeders, female fecundity depends primarily on body condition before reproduction (Tavecchia et al. 2005). Hence, components of reproductive success can be affected by environmental conditions at birth and just before the event of reproduction (Hamel et al. 2009). Breeding phenology and offspring growth are highly dependent on the timing and conditions of the growing season, as food availability determines body condition (Pettorelli et al. 2005a; 2006; Moyes et al. 2011). Additionally, cold winter temperatures are known to depress fecundity rates of several ungulate species (Coulson et al. 2000). Density also plays an important role in female fecundity and offspring survival (Bonenfant et al. 2009). Colonizing populations usually face with non-limited food resources and thereby show higher reproductive output than high density populations (Toïgo et al. 2002).

In this study we assessed the impact of environmental conditions on reproductive success of a mountain dwelling large herbivore, the ibex (*Capra ibex*) by comparing four populations monitored in the French Alps. Two out of four populations have recently been re-introduced and are far below carrying capacity, facing with non-limiting food resources. The two other populations are native and well-established, with a relatively high density and have lower growth rates than the colonizing populations (Largo 2008). We expected females of the colonizing re-introduced populations to have both a better body condition and a higher reproductive success than females in the native populations (Toïgo et al. 2002). Additionally, female ibex have a very conservative tactic (Toïgo et al. 2007), meaning that they will favour their own survival instead of reproduction (Gaillard & Yoccoz 2003). More specifically, we tested for the following predictions:

(1) The reproductive success of female ibex should depend on environmental factors, and the growing season preceding gestation (and following parturition for offspring survival), should be the most critical period,

(2) The reproductive success of females in introduced and still colonizing populations should be buffered against climatic variations, and

(3) Once accounted for each population age structure and status, is it possible to draw some general pattern of the link between environmental variations and reproductive success in Alpine ibex populations?

1.3 Methods

1.3.1 Study area and ibex populations data

Four populations of ibex were monitored in les Ecrins (2) and la Vanoise (2) National Parks, both located in the French Alps. In la Vanoise, both populations are native and were already present at the creation of the national park in 1963. The Prariond population is located next to the Italian border with migrating individuals coming from the Italian Gran Paradiso National Park, and is now composed of more than 300 individuals (Largo 2008). The Maurienne population is nowadays stabilised at around 600 individuals (Largo 2008). In les Ecrins, both ibex populations originated from re-introductions of about 30 individuals in the 90s. The Champsaur population is situated in the south west of the Ecrins mountain range, and comes from a first reintroduction of 7 ibex in 1994, followed by a second release of 23 ibex in 1995. The population reached around 200 individuals in 2005 (Largo 2008). The Valbonnais population comes from the re-introduction of 28 ibex, coming from la Vanoise, in 1990, and reached around 70 animals at the end of the study period in 2002 (Largo 2008).

The ibex rut in all populations starts in mid November and lasts until mid January (Couturier 1962). After a gestation period of 175 to 180 days, ibex females give birth to a single offspring (rarely two), from the end of May to mid July. Offspring are able to follow their mother quickly after birth (Couturier 1962). Female ibex can give birth for the first time at two years of age and are able to reproduce each year hereafter. For each population, productivity and kid survival were recorded each year along different study periods (see Tableau 9 for more details on each population dataset). Productivity was measured as a two-modality variable indicating whether a mother gave birth at year t or not while censuses are carried out; and was available for a total of 100 females across all populations (546 observations). Whether the young was re-sighted or not next to his mother at the end of the following winter (in March) was used to estimate kid survival during their first

winter (as a two-modality variable: survived vs. died). Kid survival was known for 61 females (204 observations). Because few kids were marked during the study period, individual identification was impossible once the mother-young bond was effectively broken after 1 year of age. We excluded the Valbonnais population from survival analysis because the proximity of agricultural lands and the prevalence of disease are possible causes for the low growth and the low kid survival of this population (Krauss 2004); and could thus mask the influence of climatic effects.

Tableau 9 : Description of data available for each population. Population growth rates are taken from the literature on those populations (Largo 2008).

Park	Vanoise		Ecrins	
	Prariond	Maurienne	Champsaur	Valbonnais
Study period	1998 - 2006	1997 - 2005	1995 - 2005	1989 - 2002
Number of females	22	47	16	15
Number of reproductive events	98	229	127	92
Estimated Growth rate (λ) over the study period (from count data)	1,011	1,049	1,284	1,111

1.3.2 Climatic variables

Local weather data were obtained from the four meteorological stations closest to our different populations. We distinguished two sets of climatic data being potentially influent on reproductive success of ibex, respectively on productivity and kid survival. The decision to produce a young should be taken in winter during the rut period. Thus, spring and summer condition, at year $t-1$ and winter conditions at year t , can affect body condition and female ability to reproduce. Kid survival will depend on spring and summer climatic conditions at birth, which will determine offspring body mass reached at the onset of winter and thereby offspring ability to survive over their first winter. Snow depth, precipitations and temperatures were recorded daily across the study period and used to calculate seasonal measures of weather. As a global indicator of climate, we used the winter Northern Oscillation Index (NAO, Hurrell 1995), from December to March. Winter variables included mean temperature, snow depth, and winter NAO from December to March. Spring and summer variables included mean temperature and mean precipitations from April to

June and from July to August respectively. We then derived several indices from the Normalized Difference Vegetation Index (NDVI, Tucker et al. 1991), available from the National Oceanic and Atmospheric Administration satellites (NOAA) at a spatial scale resolution of 64 km², to characterize the vegetation cover in spring and summer (Pettorelli et al. 2005b). NDVI value at April 15st was used as a proxy of snow melt in spring (Pettorelli et al. 2007) and the NDVI value at June 1st as a proxy of the available vegetation in spring. The date of NDVI peak in summer (date of the maximum NDVI value) characterized the timing of the growing season.

1.3.3 Statistical analysis

All climatic variables were standardized (centred and reduced) in each population to make between-site comparisons straightforward. We used generalized linear models (GLMs) to search for trends in reproductive parameters and climatic variables over time. When a trend was found in both the response and the climatic variable, we “de-trended” the climatic variable to separate variation around the mean from the trend effects of our response variable. The “de-trended” variable was then used as a response covariate instead of the raw variable to avoid spurious correlations in our models (Grosbois et al. 2008). We then used generalised estimating equation models (GEE) to assess climate-specific patterns of variation in productivity and kid survival, respectively. GEE were chosen for their strongest statistical power when the sample size is low (Diggle et al. 2002). We fitted two series of models per population, one for each reproductive parameter (productivity and kid survival). Female identity was included in both models as a grouping factor to account for problems of pseudo-replication caused by repeated measures on the same animals (Hurlbert 1984). Additionally, to account for the strong age structure of ibex populations, we added age as a linear, quadratic or discrete factor in our models. For the discrete factor, age was accounted for as a three-modality variable (3 years, 4 to 10 years and more than 10 years of age) for productivity models (following Toïgo et al. (2002)’ study).

We tested the effect of climate by adding each climatic covariate to the previous model and calculated the effect of each climatic variable in a model using an analysis of deviance (ANODEV, Skalski et al. 1993). ANODEV corresponds to a comparison between the model including climatic covariates, *versus* both the constant (i.e., baseline model) and

the full time-dependent (i.e., including year as a discrete factor) models. The corresponding F-statistic tests the null hypothesis that the climatic covariate has no effect on litter size. The $r^2_{dev_{dev}}$ of the ANODEV quantifies how much of the temporal variation in average productivity is accounted for by each climatic variable. Additionally, to test for density dependent effects, we used the unique population for which a significant change in density occurred during the study period (Champsaur, see Largo (2008)). Density was not available for all years; we thus added this variable to the best climatic model and tested for two way interactions between density and climate.

Estimates are given ± 1 se. We performed the analyses using R 2.10.1 (R Development Core Team 2008).

1.4 Results

1.4.1 Age and population status

In all four populations, age had an important impact on productivity and the best age-specific model was the 3 age class model ($p < 0.01$). Young females (3 years of age) had a low productivity compared with prime-age females (4-10 years old), while productivity started to decrease after 10 years of age. However, graphically, the three-age class model did not provide a satisfactory fit for introduced populations. In the latter populations, productivity starts to decrease much later (around 14 instead of 10 years of age). Prime-aged females of Prariond, Maurienne and Champsaur have an average productivity of around 50%, while old females' productivity abruptly falls close to 0%. Females at Valbonnais had a much higher average productivity of 70% at all ages. Both native and introduced populations had similar productivity rates, except for the particular case of Valbonnais. However, introduced populations seemed to keep a high productivity until old ages (around 14 years of age).

Kid survival probability increased linearly with mother's age in two out of three populations reaching an average of 90% in Champsaur and 70% in Maurienne for prime-aged females per year. Kid survival at Prariond did not vary with mother age and averaged 50%. All populations have different kid survival probability, the highest being in the introduced ones as expected.

1.4.2 Climatic effects

1.4.2.1 Productivity

We detected negative time trends over time of productivity in populations of Maurienne and Champsaur (Tableau 10, Figure 22).

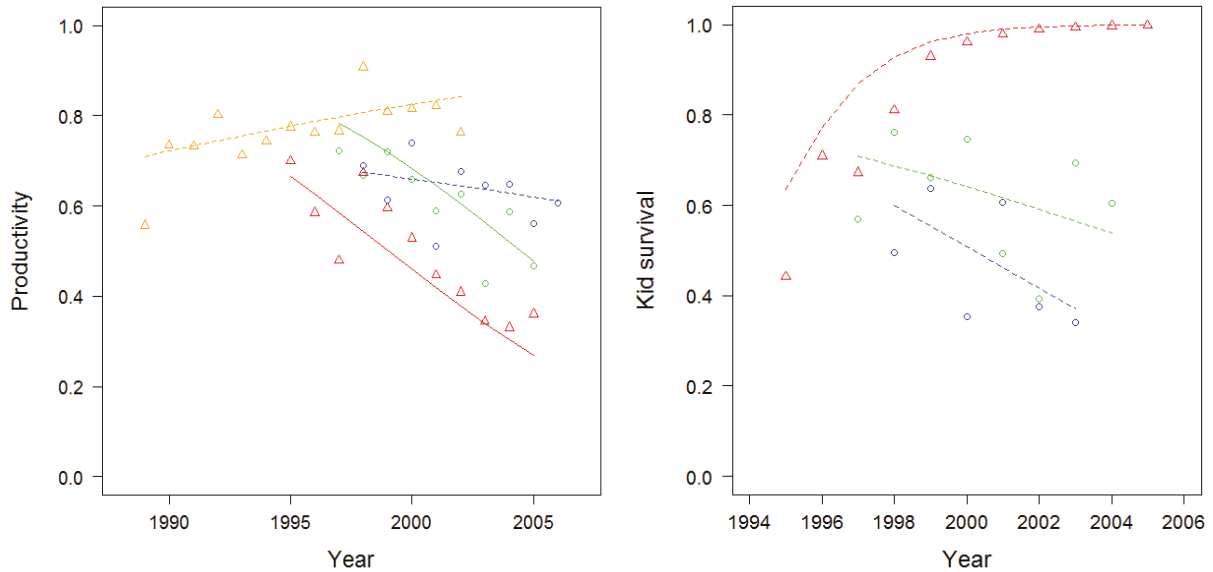


Figure 22 : Yearly variation in prime-age female productivity (a) and kid survival (b) in four different ibex populations. Prariond (blue circle) and Maurienne (green circle) are native and well established populations from the Vanoise National Park. Champsaur (red triangle) and Valbonnais (orange triangle) have been re-introduced in the nineties and are still colonizing, in les Ecrins National Park. Dots represent mean fecundity rate of females aged from 4 to 10 years per year, with their standard error in grey. Lines represent the GEE estimation of the trend (thick lines mean the slope is significant).

Ibex fecundity in Prariond tended to be positively influenced by snow depth and NAO the winter preceding parturition (snow depth: slope on a logit scale of 0.36 ± 0.17 , $p=0.16$, $r^2_{dev}=0.26$; NAO: slope on a logit scale of 0.51 ± 0.22 , $p=0.07$, $r^2_{dev}=0.39$). Additionally, spring precipitations during the previous year had a positive effect on fecundity (slope on a logit scale of 0.53 ± 0.24 , $p=0.02$, $r^2_{dev}=0.55$), possibly through its effect on vegetation availability. Once all of these climatic variables were included, spring precipitations outperformed the two previous winter covariates, and the best model only included this variable (Tableau 10). The probability to reproduce in Maurienne tended to be positively influenced by snow depth (slope on a logit scale of 0.33 ± 0.14 , $p=0.14$,

$r^2_{dev}=0.29$) and significantly by the previous summer conditions, which should preferably be warm and dry (summer temperature: slope on a logit scale of 0.50 ± 0.14 , $p=0.01$, $r^2_{dev}=0.62$, summer precipitations: slope on a logit scale of -0.56 ± 0.16 , $p=0.002$, $r^2_{dev}=0.76$). The best model only included summer temperature, the latter variable outperforming all others (Tableau 10).

In Champsaur population, no winter effect could be detected alone. However, spring temperature (slope on a logit scale of -0.39 ± 0.20 , $p=0.16$, $r^2_{dev}=0.21$) and summer precipitations (slope on a logit scale of -0.50 ± 0.19 , $p=0.02$, $r^2_{dev}=0.49$) the previous year led to decrease productivity the following year. Once we combined the three latter variables, the best model included additive effects of snow depth in winter and previous spring temperature on fecundity (Tableau 10). In Valbonnais, female productivity of ibex remained high during the entire study period. We therefore only found borderline effects of winter conditions preceding parturition and in the opposite direction compared to the three other populations (NAO: productivity -0.37 ± 0.32 , $p=0.11$, $r^2_{dev}=0.20$).

No effect of density was found on fecundity of Champsaur females (-0.003 ± 0.01 , $p=0.82$).

1.4.2.2 Kid survival

Kid survival tended to increase with warm and snowy winters in Prariond (NAO: slope on a logit scale of 0.86 ± 0.35 , $p=0.07$, $r^2_{dev}=0.61$). Similarly, spring precipitations (slope on a logit scale of 0.92 ± 0.39 , $p=0.05$, $r^2_{dev}=0.66$) and date of the NDVI peak (slope on a logit scale of 2.37 ± 0.74 , $P=0.01$, $r^2_{dev}=0.82$) positively influenced kid survival. Thus, a long growing season with high forage availability followed by a mild winter is likely to favour reproductive success of ibex females in Prariond. Once all climatic variables were considered, the best model included both the date of NDVI peak and winter NAO (see Tableau 10). In Maurienne, snow during the previous year had a positive influence on kid survival, especially for old females (snow*age: increase of the slope on a logit scale of 1.35 ± 0.66 , $p=0.04$). Spring precipitations (slope on a logit scale of -0.96 ± 0.29 , $p=0.07$, $r^2_{dev}=0.44$) and NDVI peak (slope on a logit scale of -1.21 ± 0.32 , $p=0.03$, $r^2_{dev}=0.57$) also had a contribution to kid survival, but in the opposite direction compared to what we observed at Prariond. The best model included an interaction between snow depth and NDVI peak (increase of the slope on a logit scale of 0.922 ± 0.352 , $p=0.009$).

In Champsaur, NAO and NDVI peak had positive effects on kid survival probability (NAO: slope on a logit scale of 0.79 ± 0.53 , $p=0.04$, $r^2_{dev}=0.40$, NDVI peak: slope on a logit scale of 1.04 ± 0.59 , $p=0.04$, $r^2_{dev}=0.39$). However, it was difficult to find the best model because age and year are strongly correlated in this population ($cor=0.83$, $p<2.2e-16$).

Tableau 10 : Parameters estimates from the GEE models explaining climate induced variation in reproductive parameters. Female identity was set as a grouping factor in all models. F and p of the ANODEV provide the F-value and the level of statistical significance of the climatic effect while r^2_{dev} of the ANODEV corresponds to its magnitude. “Period” indicates whether the effect of climate was considered before, during or the year after parturition. “f” stands for productivity and “phi” for juvenile survival.

	Population	Parameters	Period	Estimate	St. Err.	F	pF	r^2_{dev}
fecundity	Prariond	Year		-0.03	0.09	0.09	0.78	0.01
		Snow	t	0.36	0.17	2.45	0.16	0.26
		NAO	t	0.51	0.22	4.53	0.07	0.39
		Spring RR	t-1	0.53	0.24	8.58	0.02	0.55
	Maurienne	Year		-0.17	0.06	2.84	0.14	0.29
		Snow	t	0.33	0.14	2.85	0.14	0.29
		Sum T°	t-1	0.50	0.14	11.37	0.01	0.62
		Sum RR	t-1	-0.56	0.16	22.40	0.00	0.76
		Gaussen	t-1	-0.41	0.15	5.65	0.05	0.45
	Champsaur	Year		-0.17	0.10	2.01	0.19	0.18
		Snow	t	0.37	0.26	1.33	0.28	0.13
		Spring T°	t-1	-0.39	0.20	2.34	0.16	0.21
		Sum RR	t-1	-0.50	0.19	8.81	0.02	0.49
	Valbonnais	Year		0.06	0.08	0.100	0.75	0.01
		NAO	t	-0.37	0.32	3.003	0.11	0.20
		Spring RR	t-1	-0.40	0.27	3.178	0.10	0.22
Offspring survival	Population	Parameters	Period	Estimate	St. Err.	F	pF	r2dev
	Prariond	Year		-0.19	0.25	0.381	0.57	0.09
		Snow	t+1	0.45	0.25	1.451	0.29	0.27
		NAO	t+1	0.86	0.35	6.265	0.07	0.61
		Spring RR	t	0.92	0.39	7.714	0.05	0.66
		NDVIpeak	t	2.37	0.74	18.750	0.01	0.82
	Maurienne	Year		-0.10	0.09	0.184	0.68	0.03
		Snow	t+1	0.77	0.18	1.966	0.21	0.25
		Spring RR	t	-0.96	0.29	4.787	0.07	0.44
		Gaussen	t	-1.22	0.30	11.288	0.02	0.65
		NDVIpeak	t	-1.21	0.32	7.999	0.03	0.57
	Champsaur	Year		0.78	0.32	7.530	0.02	0.46
		NAO	t+1	0.79	0.53	5.906	0.04	0.40
		NDVIpeak	t	1.04	0.59	5.814	0.04	0.39

1.5 Discussion

1.5.1 Age-specificity and annual variations in reproductive success of ibex females

As expected, reproductive parameters were strongly dependent on population status. Both native populations of the Vanoise National Park are well established since at least 10 years and their productivity is strongly dependent on age. Young and old females from 10 years of age onwards were less likely to have a kid at heel in summer than prime-age females. On the other hand, reproductive patterns in introduced populations were less clear, maybe depending on the re-introduction success. Fecundity followed almost the same pattern as for native populations, but the threshold age at which it started to decrease was much older. Additionally, kid survival was much higher in the Champsaur population than in both native populations (Figure 22). Thus, colonizing populations seem to maximize reproductive success through a high fertility until late ages and increasing kid survival (see Toïgo et al. 2002). The population at Valbonnais was a bit different, with an average probability to reproduce being high at all ages (close to 80%) but kid survival being low and consistently declining over time. Maintaining a high fecundity rate during the entire lifespan may reduce survival of females, therefore reducing the chances of their kid to reach maturity.

Annual variations in the reproductive output were quite low in all populations, except maybe in Champsaur. Ibex females seem to perform well independently from environmental conditions each year. This is even more true in the Valbonnais population where ibex females seemed to maximise productivity. Alpine ibex have a very conservative tactic compared to other ungulates. Both sexes delay growth to favour maintenance, and reproduction by males depends on their hierarchic status based on body mass and horn size to avoid fights (Toïgo 1998). Additionally, no costs of reproduction could be detected, but reproductive costs do not necessarily occur because individual quality can override costs of previous events of reproduction (Weladji et al. 2010). It is even sometimes the reverse, with better quality females always doing better, with no pause between two events of reproduction (Hamel et al. 2009). On the contrary, kid survival was more sensitive to climatic variations, especially in native populations where food resources were limited.

This is consistent with expectations from current life history theory because juvenile survival is supposed to be more sensitive than adult survival (Gaillard et al. 1998, 2000). The ibex conservative life history strategy strongly enforces adult survival at the expense of juveniles (Toïgo et al. 2007).

1.5.2 Environmental variations

In all populations, variation in productivity of ibex females was driven by climatic factors at a variable extent, but the pattern was generally the same across locations. We found hints for positive effects of a mild winter before parturition. For three populations, we found a positive effect of snow cover in winter and for one a positive effect of NAO. The positive effect of snow cover on female fecundity is surprising because snow is often related to less accessible food resources and restricted movements for mountain ungulates (D'Eon 2001, Patterson 2002, Grignolio 2004). However, one explanation could be the delayed positive effect of snow cover on phenology and quality of vegetation in spring (Merrill & Boyce 1991). This hypothesis is further supported by the importance of spring conditions on fecundity of ibex in the Prariond population, where precipitations potentially increase vegetation quality and growth in spring. Additionally, there are some published case studies reporting neutral or positive effects of snow on recruitment (see Solberg et al. 1991 for reindeer and Simard et al. 2010 for white tailed deer). Warm and dry summers the year preceding parturition seem to be beneficial to female fecundity in two of the four studied populations, while temperature in summer is generally known to be a strong constraint in ibex population implying less time spent foraging and more time migrating upward (Aublet et al. 2009). Juvenile survival was strongly influenced by environmental conditions; and again it was possible to find general patterns of responses to climatic variations among populations. However, we also found some discrepancies. In Maurienne the trends seem to be reversed. Juveniles' first winter after birth is critical for their survival. Again, we show that a mild winter characterized by a high NAO value and the presence of a deep snow cover, followed by a long growing season (i.e. a late NDVIpeak), increased juvenile survival.

Our combined results demonstrate the importance of the articulation between winter and spring conditions for reproductive success of mountain ungulates (Pettorelli et al.

2005c, Pettoirelli et al. 2007). Especially, quality of the vegetation in spring and mild winters are key conditions to reproduce. However, regional projections of climate predict the modification of this seasonal balance through snow volume reduction in the Alps of at least 50% at 2000m (Beniston et al. 2003) and earlier start of the growing season in spring. Climate change could increase survival of ibex through an earlier access to food resources in spring (Bradshaw 2006). Nevertheless, the growing season will not extend indefinitely in mountain areas because a high temperature in summer is likely to make vegetation dry out quickly; and the reduction of snow cover in winter could reduce the quality of the vegetation available in spring (Merrill and Boyce 1991). As a matter of fact, for two populations we found a negative trend of productivity with year; but we cannot exclude other external factors of variation.

We can also point out the strength of satellite measurements compared to local variables. NAO and NDVI seem to perform better than local indices of climate like temperature and precipitations to characterize climate impacts (Pettoirelli et al. 2007, Hallet et al. 2004), at least to compare among populations. With this kind of global indice, comparison across populations is made easier and may be extrapolated across different populations of the same species in similar environmental conditions. However, this generalization has some limits because even among closely related populations we were able to find reverse trends. Thus, one need to be cautious when extrapolating results to other locations (Grøtan et al. 2008, Martinez-Jauregui et al. 2009).

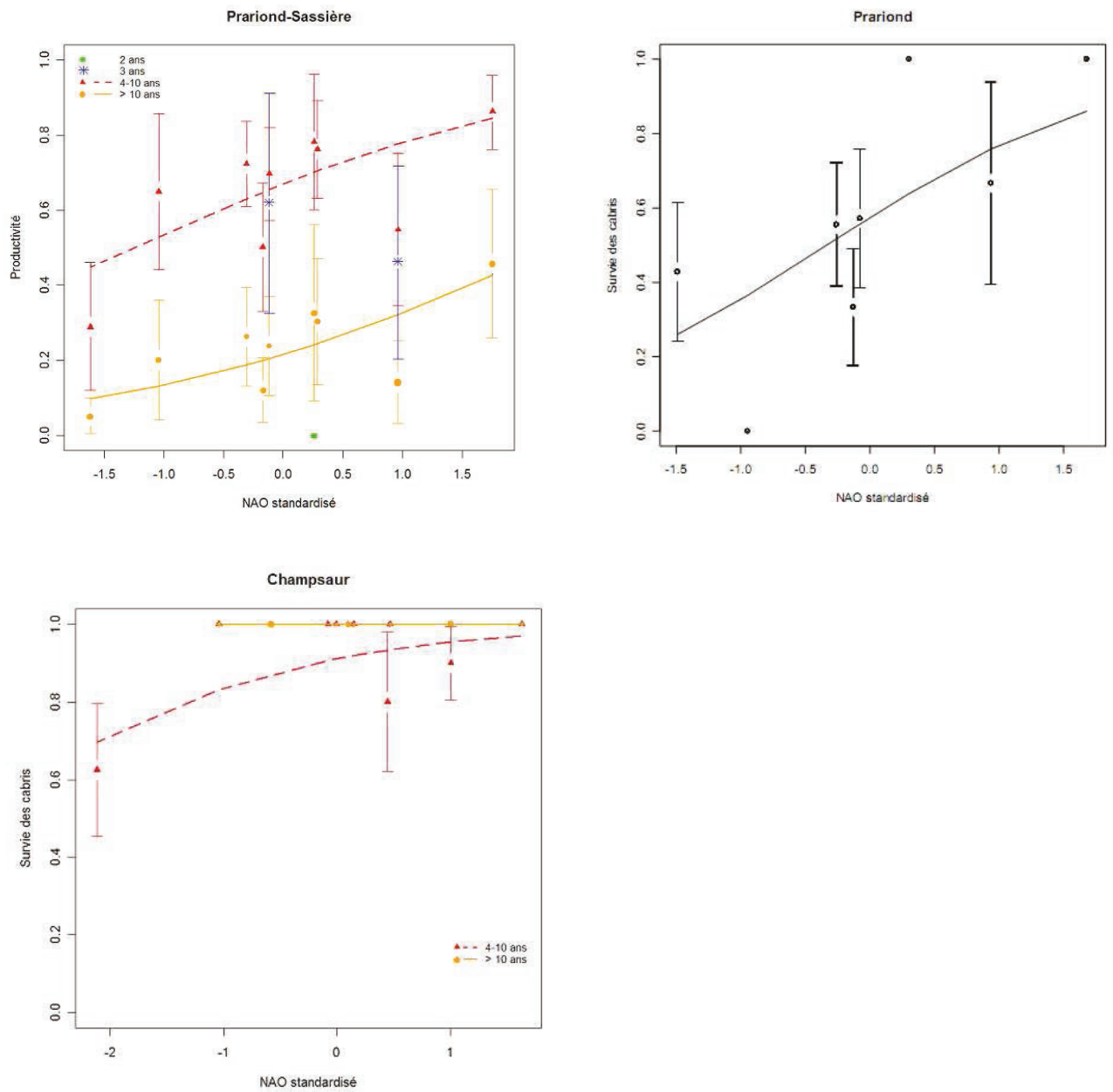


Figure 23 : Climatic effects on productivity and kid survival once accounted for age effects in four alpine ibex populations in the French Alps (figure incomplete à ce stade de l'étude).

1.6 Analyses complémentaires et améliorations envisageables

On voit certains patrons généraux se profiler, notamment l'importance des conditions printanières et estivales sur le bouquetin des Alpes comme précédemment observé (Grignolio et al. 2004, Grotan et al. 2008, Aublet et al. 2009). Cependant, la structure d'âge et le statut de la population joue un fort rôle structurant qu'il ne faut pas négliger avant d'étudier les effets du climat chaque population réagit différemment aux mêmes variables climatiques selon son statut et sa localisation. Nous ne trouvons pour l'instant que peu d'effets différentiels du climat selon l'âge des animaux, cependant, à ce stade de notre étude, nous n'avons pas encore eu le temps de faire un modèle combiné, incluant toutes les populations de bouquetin. Ce modèle, qui sera fait par la suite, permettra de confirmer la relation reliant climat et populations en intégrant un terme d'interaction « population*variable climatique », et de rechercher des patrons généraux de l'effet des variations environnementales sur le bouquetin des Alpes, de manière plus convaincante. D'autre part, nous avons discuté dans les résultats d'effets climatiques ayant des p-values associées au test F de l'ANODEV élevées (de l'ordre de 0.15). Nous nous sommes permis de les discuter car les pentes associées sont fortes et il est possible qu'à l'aide d'un modèle combiné (et donc avec un peu plus de puissance au vu du nombre d'observations) ces effets deviennent significatifs (à confirmer).

Enfin, la productivité de deux autres populations de bouquetin des Alpes ont été suivies dans le Parc National du Mercantour et pourraient être ajoutées à cette étude pour étoffer la comparaison inter-populationnelle.

DISCUSSION GENERALE

1.1 lien entre climat et paramètres démographiques chez la marmotte alpine

1.1.1 Démographie de la marmotte alpine

La démographie de la marmotte alpine est relativement proche de celle de mammifère de plus grande taille. De la même façon que chez les ongulés de montagne, la population est fortement structurée par l'âge. Chez les ongulés, l'âge structure fortement le patron de survie et de reproduction des populations (Gaillard et al. 2000; Clutton-Brock & Coulson 2002). La survie augmente généralement depuis la naissance jusqu'au stade pré-adulte où elle se stabilise pour une durée plus ou moins longue selon les espèces avant de diminuer avec l'âge (sénescence) (Caughley 1966). Chez la marmotte alpine, chaque unité familiale se compose d'individus appartenant à quatre grandes classes d'âge: les juvéniles de l'année, les yearlings (1an), les individus de 2ans et les individus adultes de 3 ans et plus. La survie augmente assez vite entre la naissance et l'âge de 1 an (de 50 à plus de 70%) et elle reste ensuite stable et élevée jusqu'à et pendant l'âge adulte (survie adulte annuelle proche de 80%, Article 3). Parmi les individus adultes potentiellement reproducteurs (3ans et plus) on distingue les individus dominants qui monopolisent la reproduction et les subordonnés dont la reproduction est inhibée par les dominants (Arnold & Dittami 1997; Hacklander et al. 2003). Les subordonnés ont une survie apparente moins importante (54%) que les adultes dominants (79%) à cause de la dispersion qui est difficilement quantifiable dans cette population, car on revoit rarement les individus migrants. La première reproduction a généralement lieu à l'âge de 3 ans et les individus des trois autres classes d'âge ne se reproduisent donc pas. La fécondité des femelles est assez élevée avec un rythme d'un évènement de reproduction par an et une taille de portée moyenne de 3 à 4 jeunes. Par ailleurs, il a été démontré sur notre population que la fécondité diminuait avec l'âge avec une sénescence à partir de 10 ans (données non publiées). De plus, chez les ongulés, la fécondité des femelles est liée à la masse corporelle (Bérubé et al. 1999). Chez la marmotte alpine la masse corporelle augmente de la naissance jusqu'à l'âge de 2ans à partir duquel la taille adulte est atteinte. La masse corporelle, même si très plastique aux variations de grande ampleur chez la marmotte (qui perd environ 30% de sa masse chaque hiver pour les regagner au printemps suivant), détermine la capacité des individus à survivre à l'hiver et à initier la reproduction au printemps suivant (Article 1, Schwartz &

Armitage 2005). Chez les mâles, elle est d'autant plus importante qu'elle permet de maintenir la dominance (Article 2 et Annexe 2) bien que ce trait soit très coûteux pour les vieux individus par rapport aux femelles (Article 2). A partir de 8 ans, la masse corporelle des mâles commence à diminuer tandis que celle des femelles ne montre pas de signe de sénescence et reste stable avec l'âge. Avec une survie adulte élevée, un âge à la maturité assez élevé, et une longévité importante (16 ans), la marmotte alpine a une stratégie d'histoire de vie plutôt lente. On s'attend par conséquent à ce que la survie adulte soit peu moins sensible aux variations climatiques que les paramètres de recrutement (Gaillard & Yoccoz 2003).

1.1.2 Deux saisons clés : l'hiver et le printemps

1.1.2.1 Le printemps, un déterminant de la masse corporelle

Les résultats de notre travail montrent que l'hiver et le printemps sont des saisons particulièrement limitantes pour la population de marmotte alpine. En particulier, l'articulation entre ces deux saisons va déterminer la dynamique de la population. Lorsque les variables de printemps comme les précipitations, la température, mais aussi le timing de la croissance végétale augmentent la disponibilité des ressources, les performances des individus devraient être accrues (Article 1, chapitre 2). Chez la marmotte alpine, la température et les précipitations au printemps, quand elles sont élevées, augmentent fortement la croissance corporelle des individus, comme attendu (Article 1, Chapitre 2). La disponibilité des ressources est donc cruciale pour les marmottes qui passent l'entière saison de reproduction à accumuler assez de réserves pour survivre à l'hibernation suivante et initier la reproduction au printemps prochain (Schwartz & Armitage 2005). Bien que fortement complémentaires, les études qui ont comparé l'importance relative de l'hiver et du printemps ont montré l'importance cruciale de ce dernier par rapport à l'hiver car il détermine directement la phénologie des plantes et par conséquent la qualité et la disponibilité des ressources alimentaires (Klein 1965; Pettorelli et al. 2005c; Garel et al. 2006; Simard et al. 2010).

A la sortie de l'hibernation, en avril, le sol est encore recouvert de neige, et la marmotte dépend alors entièrement des réserves énergétiques résiduelles après l'hibernation (Humphries et al. 2003). La précocité du printemps, qui augmente sous l'effet du

réchauffement climatique actuel (mais pas de manière statistiquement significative sur notre site pendant notre période d'étude), a donc tendance à améliorer les conditions de sortie d'hibernation de la marmotte alpine en accélérant la reprise de sa croissance végétale, et par conséquent, la croissance corporelle des individus. C'est en effet ce qu'on observe chez la marmotte à ventre jaune dont la population bénéficie d'une émergence de plus en plus précoce au printemps (Ozgul et al. 2010). Cette émergence plus précoce coïncide notamment avec un sevrage plus précoce des jeunes qui prennent du poids plus vite (Ozgul et al. 2010). Les chances de se reproduire augmentent avec la taille de l'individu chez les marmottes (Ozgul et al. 2010) et nous avons prouvé dans cette thèse que le poids des femelles régula la taille de portée (Article 2). La masse corporelle des animaux augmente fortement avec la température et les précipitations en avril (Article 1, chapitre 2), ce qui peut expliquer l'effet positif du printemps sur la taille de portée. Le bénéfice d'une reprise rapide de la croissance végétale au printemps est potentiellement encore plus marqué pour les mâles qui sortent d'hibernation plus tôt que les femelles (Arnold 1988, chez la marmotte alpine). Les mâles sortent en avance notamment pour démarrer la spermatogénèse qui est inhibée aux températures corporelles exprimées pendant la torpeur (Barnes 1984; Humphries et al. 2003), et ainsi assurer leur succès reproducteur (ce qui n'est pas sans conséquence sur le taux de sénescence plus élevé que l'on trouve chez les marmottes mâles comparativement aux femelles, voir Article 2). Le printemps va donc agir sur les performances démographiques par l'intermédiaire des ressources alimentaires ; et il agit indifféremment sur les adultes ou les vieilles femelles.

1.1.1.2.2 Importance des conditions hivernales

Chez beaucoup d'espèces de montagne, l'hiver est une saison très défavorable au cours de laquelle la mortalité est très élevée, et particulièrement la mortalité juvénile. Les conditions hivernales semblent également avoir un rôle prépondérant, plutôt négatif, sur la dynamique de population de la marmotte alpine (Article 1, 3). Compte-tenu des fortes contraintes climatiques habituellement rapportées dans les milieux alpins, on s'attend assez bien à ce type de résultat pour les animaux non hibernants comme les ongulés de montagne, les oiseaux ou certains prédateurs dont les mouvements ou la recherche de nourriture sont limités (Loison & Langvatn 1998; Coulson et al. 2000; D'Eon 2001; Grignolio et al. 2004;

Altwegg et al. 2006; VanHetten et al. 2007). Cependant, chez les espèces hibernantes, on s'attendrait plutôt à ce que les variations climatiques, et en particulier celles de la température extérieure, soient tamponnées à l'intérieur du terrier (Marchand 1987; Arnold 1988). En effet, l'hibernation est considérée comme une adaptation saisonnière à un manque de ressource et l'expression de la torpeur permet d'économiser l'énergie de manière substantielle, ce qui augmente à la fois les chances de survie pendant une période de pénurie alimentaire, et la probabilité de sortir de l'hiver avec des réserves énergétiques résiduelles suffisantes pour la reproduction au début du printemps (Humphries et al. 2003). Cette adaptation se retrouve surtout chez les animaux de petite taille pour qui les ressources hivernales sont rapidement limitantes et qui sont également des cibles de choix pour les prédateurs lorsque le sol est entièrement recouvert de neige. Cette adaptation saisonnière comporte cependant des coûts importants, et malgré une grande tolérance aux variations de température, les hibernants restent, comme les autres animaux, fondamentalement affectés par la température (Humphries et al. 2004). Les taux de survie hivernale des mammifères hibernant sont élevés, mais en effet souvent plus proche de 60 à 70% que de 100% (excepté peut être pour l'ours brun, voir Marchand 1987). L'efficacité de l'hibernation dépend fortement de la quantité d'énergie accumulée par l'individu (Humphries et al. 2002) ; et cette dernière dépend elle-même de la capacité d'accumulation des graisses pendant la saison de croissance, de la taille des individus et des caractéristiques de la saison hivernale (notamment sa durée et les températures minimales observées). La température extérieure fait varier les conditions à l'intérieur de l'hibernaculum, et lorsque la température corporelle descend en dessous d'une température seuil [elle est de 2°C pour la chauve-souris commune *Myotis lucifugus* (Humphries et al. 2002) mais de 5°C pour la marmotte alpine (Arnold et al. 1991)], les dépenses énergétiques (consommation d'oxygène) augmentent linéairement à mesure que la température diminue (Arnold 1991, Humphries et al. 2002). Inversement, si la température augmente, les coûts énergétiques seront moindres et les individus sortiront en meilleure condition corporelle.

Notre étude a permis de montrer l'importance du couvert neigeux et de son épaisseur pour l'isolation thermique des étages subnivéens, et par conséquent, son effet bénéfique sur les performances démographiques des espèces hibernantes. En effet, l'épaisseur de neige a un effet positif sur la taille de portée des femelles de marmotte alpine (Article 1), mais également sur la survie juvénile (Article 3). La température agit de la même façon sur les paramètres démographiques, les hivers doux et enneigés étant les plus favorables à la

dynamique de la population. L'isolation thermique procurée par le couvert neigeux avait déjà été évoquée par (Inouye et al. 2000), qui ont démontré son importance sur la diminution des dépenses énergétiques chez la marmotte à ventre jaune. Par ailleurs des études récentes ont confirmé ce patron et montré que, face à des conditions d'enneigement variables, les lemmings (qui n'hibernent pas) choisissent les sites où l'épaisseur de neige est la plus élevée pour s'installer durant l'hiver (Reid et al. 2012). Les survies adulte et juvénile sont donc, dans le cas de la marmotte alpine et probablement des autres espèces hibernantes, directement reliées aux conditions d'enneigement et de température hivernale qui agissent sur les taux métaboliques et sur la consommation d'oxygène des animaux. Le même type de relation doit exister pour les espèces de petite taille qui passent l'hiver sous la neige sans hiberner (Marchand 1987; Reid et al. 2012). Dans le cas d'un hiver favorable avec une importante couche de neige, l'énergie dépensée pendant l'hibernation diminue, et il reste à l'individu une plus grande quantité d'énergie résiduelle pour initier la reproduction au printemps. Cela a indirectement des conséquences sur la capacité de reproduction chez les deux sexes. En effet, chez la marmotte alpine, la saison de reproduction est très courte et débute très peu de temps après l'émergence, ce qui laisse une très petite fenêtre temporelle aux marmottes pour restaurer leurs réserves de graisse, et ces dernières comptent alors principalement sur l'énergie résiduelle post-hibernation.

Les variables climatiques globales comme le NAO semblent être de moins bons indicateurs des effets du climat sur la performance démographique des marmottes que les variables locales. Bien qu'étant bien corrélé à la température hivernale locale, le NAO est très peu corrélé à la quantité de neige sur notre site d'étude (c'est également le cas en Scandinavie, Nielsen et al. 2012). Les effets positifs d'un indice de NAO élevé (hiver chaud et humide) sur le recrutement ont donc été moins performants pour prédire les variations des paramètres démographiques que les variables locales spécifiques comme la neige (Article 1). Cela préfigure bien la difficulté d'extrapoler les effets du climat à différents sites (Martínez-Jauregui et al. 2009), particulièrement dans le contexte des milieux alpins où les précipitations neigeuses sont fortement variables d'un endroit à l'autre sur de courtes distances.

1.1.2.3 La neige : une variable clé difficile à mesurer

A elle seule, la neige explique une grande partie des variations de survie (environ 16%, voir Article 3) et de reproduction (29%, Article 1) que nous avons observées chez la marmotte alpine. La neige est de manière générale un facteur important de la dynamique des populations de mammifères alpins, elle joue sur la mobilité, l'isolation, l'accès aux ressources et sur la qualité de la végétation. De nombreuses relations ont été démontrées entre la variation des caractéristiques de la neige et la démographie des espèces alpines et nordiques (Inouye et al. 2000; Boonstra & Krebs 2006; Korslund & Steen 2006; Helle & Kojola 2008; Reid et al. 2012; Robinson & Merrill 2012). Cette variable est cependant complexe à mesurer sur le terrain et pas forcément accessible par le biais des stations météorologiques. En effet, dans les milieux alpins, les stations météorologiques ne relèvent les hauteurs de neige que pendant la saison de ski, ce qui ne nous permet pas d'évaluer précisément la date de début et de fin d'enneigement. Dans cette thèse, nous avons donc approché la date de déneigement au début du printemps par la valeur du NDVI en avril, connu pour être bien corrélé au déneigement dans les milieux de montagne (Pettorelli et al. 2007).

De plus, dans le cas présent de l'étude d'une espèce hibernante, la couche de neige a une répercussion directe sur la température du sol qui elle-même va faire varier la température à l'intérieur de l'hibernaculum. En effet, bien que la présence de neige tamponne les variations de température au sol, celle-ci peut descendre fortement lors d'évènements extrêmement froids ou quand la couche de neige diminue (chapitre 1, appendice 4). Seulement, pour faire varier la température au sol, la quantité de neige agit de concert avec la température extérieure. De même, les caractéristiques physiques de la neige comme sa densité, sa dureté, la quantité d'oxygène présente, ou son grain modifient cette relation. Par exemple, chez les petits mammifères vivant sous la neige pendant l'hiver la dureté de la neige peut limiter l'accès aux ressources (Kausrud et al. 2008). De même, Bilodeau et al. (*in press*) ont montré que l'épaisseur de neige était corrélée de manière positive avec l'abondance de lemmings l'année suivante, mais que la densité de la neige avait l'effet opposé. Dans le cas de la marmotte alpine, la température du terrier (situé entre 1 et 3 m en dessous du sol) est un facteur déterminant pour sa survie (voir chapitre 1, appendice 4). La connaissance précise de la relation entre température extérieure, quantité de neige et température du sol, au niveau local, nous aiderait à quantifier l'épaisseur optimale de neige au dessus de l'hibernaculum pour une température extérieure donnée. L'utilisation d'indices climatiques locaux résumant ces propriétés pourrait être une

première approche (Stenseth & Mysterud 2005) mais elle ne remplace pas des données de terrain (voir perspectives).

1.1.3 Effets des changements climatiques sur la marmotte alpine

Les changements climatiques influents à la fois sur les conditions hivernales et printanières. La synchronie entre les conditions hivernales, la date d'émergence de l'hibernation et la croissance végétale en début de saison va donc déterminer la capacité des marmottes à s'adapter au climat. Sur notre site d'étude, en accord avec les prévisions météorologiques globales (Beniston et al. 2003; Laternser & Schneebeli 2003; GIEC 2007), la température au printemps a augmenté de 3.4°C en 10ans. De la même façon, la couche de neige a diminué de 37cm environ sur la même période, tandis que la température hivernale moyenne est restée stable (voir Article 1). Chez *Marmota flaviventris*, Inouye et al. (2000) ont montré que l'avancement de la date d'émergence des marmottes pouvait avoir des conséquences antagonistes selon la date de fonte de la neige. En effet, émerger plus tôt permet de se nourrir pendant plus longtemps si la végétation est également disponible plus tôt (Ozgul et al. 2010). Cependant, à haute altitude, la variation de la quantité de neige est moins prévisible qu'à 1500m, et si le déneigement reste tardif, émerger plus tôt pourrait avoir des conséquences dramatiques pour les marmottes à cause d'une pénurie de ressources en sortie d'hibernation. Chez la marmotte alpine, nous avons mis en évidence que le climat, et en particulier quelques indices climatiques spécifiques au milieu alpin comme la hauteur de neige en hiver et la précocité du printemps, jouaient un rôle majeur sur les paramètres démographique. La taille de portée des femelles a diminué progressivement depuis les années 1990 pour atteindre une moyenne de 3 individus environ en 2011. Cette diminution de la taille de portée est liée à la diminution de la couche de neige en hiver qui joue un rôle isolant vis-à-vis du terrier pendant l'hibernation (Article 1). De plus, depuis 1996, la survie annuelle des jeunes marmottons diminue très vite, en particulier quand ceux-ci hibernent seuls avec leurs parents, sans « helpers » pour réchauffer régulièrement le terrier pendant l'hiver (Article 3). Des hivers de plus en plus rigoureux diminuent en effet fortement la température du terrier, en particulier quand le pouvoir isolant de la neige est réduit (couche de neige fine). Cela se traduit physiologiquement chez la marmotte alpine par une perte plus importante de masse

corporelle pendant l'hiver, probablement due à une plus grande consommation d'énergie pour maintenir la température corporelle à une température viable (au-dessus de 5°C) (Figure 24).

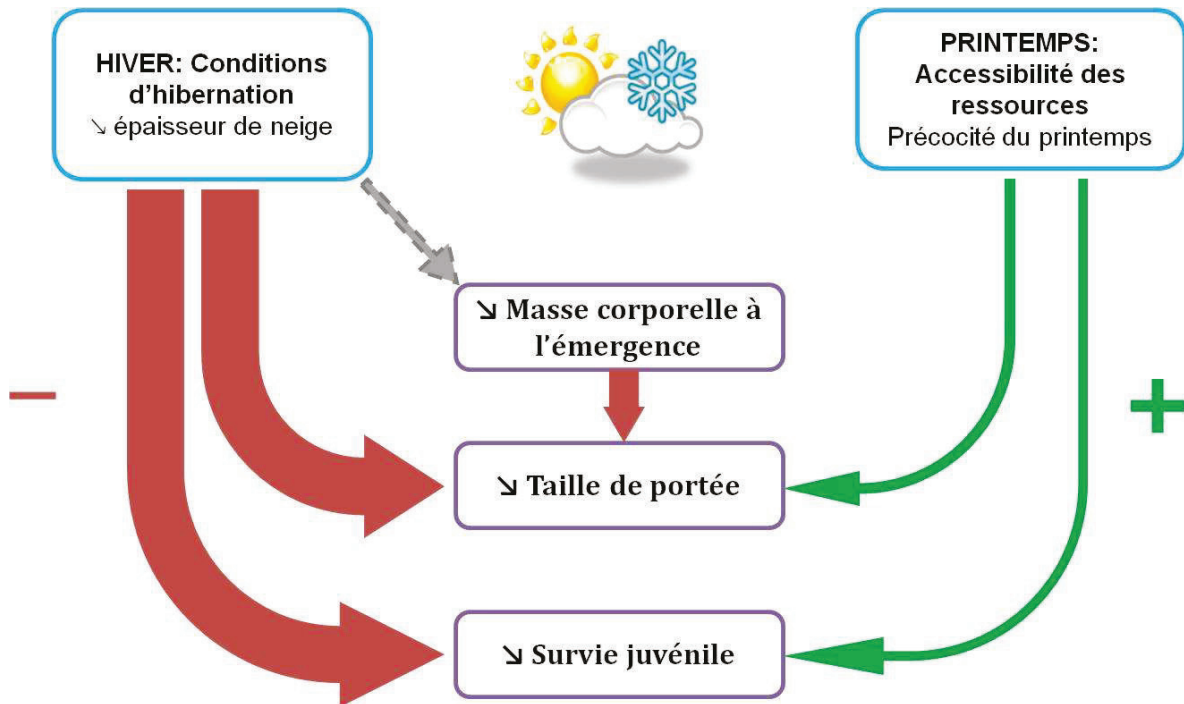


Figure 24 : Effets du climat sur une population de marmotte alpine à la Grande Sassièr (Alpes françaises). En bleu sont représentée les contraintes environnementales, en violet les paramètres démographiques, en vert les effets positifs du climat et en rouge les effets négatifs (en gris les effets présumés).

Le changement climatique agit donc fortement sur le succès reproducteur de la population de marmotte alpine étudiée qui semble par conséquent vouée à diminuer. En effet, comme la survie adulte reste stable (n'augmente pas), le taux de croissance de la population devrait diminuer. Il semblerait cependant que la structure sociale de la population change avec le temps, potentiellement pour compenser la baisse du succès reproducteur. La survie apparente des individus subordonnés a sensiblement augmenté depuis les années 1996 (après une phase de diminution depuis 1990), ce qui indiquerait un retard de la dispersion chez ces individus, dont le rôle majeur est de maintenir la survie des jeunes pendant l'hiver (Article 3). La population aurait donc tendance à diminuer par le biais d'un moins grand nombre de jeunes, tout en maintenant un nombre constant de « helpers » (ce qui pose évidemment problème à long terme si on diminue le nombre de jeunes produits). On observe le phénomène exactement inverse chez une population de

marmotte américaine qui, en réponse à une hibernation moins coûteuse en énergie du fait d'une bonne isolation et de sa durée de plus en plus réduite, accroît sa masse corporelle avant la prochaine saison hivernale et augmente donc sa survie adulte et juvénile. Le taux de croissance de la population a par conséquent fortement augmenté chez cette espèce (Ozgul et al. 2010). Les traits d'histoire de vie de chaque espèce vont donc faire varier leurs réponses au changement climatique même chez des espèces très proches. L'apport d'une deuxième population de marmotte alpine serait ici d'un grand intérêt pour pouvoir confirmer ces mécanismes d'action du climat à l'échelle de l'espèce.

1.2 Rôle des traits d'histoire de vie et implications pour l'avenir de la population

1.2.1 Rôle de la socialité : une stratégie d'atténuation du climat en milieu extrême ?

1.2.1.1 Évolution de la socialité : la thermorégulation sociale

Les 14 espèces du genre *Marmota* hibernent. Cependant les caractéristiques même de l'hibernation sont différentes. La durée d'hibernation varie de 4.5 à 8.5 mois (Armitage 1999) impliquant des besoins énergétiques variables d'une espèce à l'autre, mais la durée d'hibernation n'est pas corrélée à la masse corporelle des différentes espèces de marmottes. L'initiation de la reproduction avant l'émergence, mais aussi l'utilisation des ressources résiduelles à la sortie d'hibernation quand la végétation est encore indisponible car recouverte d'une couche de neige, sont des facteurs proposés comme sources de variation de l'énergétique de l'hibernation (Armitage 1999; Armitage & Blumstein 2002). La théorie de l'évolution de la socialité des marmottes (Barash 1974b) indique que la différenciation du degré de socialité entre les espèces est une réponse au climat local. Chaque espèce a évolué vers une stratégie différente selon les caractéristiques du climat (Tableau 11). Une des causes majeures de variation est la température du terrier (Armitage et al. 2003). Une prolongation du stress induit par le froid est donc limitante pour toutes les espèces du genre *Marmota* qui vont répondre en faisant évoluer leurs traits d'histoire de vie de manière différentielle selon trois mécanismes: (1) la variation interspécifique des taux métaboliques (2) une perte de masse différentielle (Armitage & Blumstein 2002) (3) une fourrure

différente (Bibikow 1968). La variabilité interspécifique dans l'expression de l'hibernation a donc progressivement entraîné une différenciation des relations sociales. Par exemple, *M. monax*, qui vit à des altitudes assez basses où la saison de végétation est assez longue et l'hiver court, a favorisé le développement d'une masse corporelle élevée qui, couplée à une courte saison d'hibernation, est suffisante pour assurer sa survie hivernale. *M. flaviventris* possède une grande aire de répartition avec des milieux d'altitude variable et a développé des taux métaboliques élevés qui lui permettent d'hiberner dans de bonnes conditions, même seule (elle passe au total plus de temps en état de torpeur que les autres espèces) dans un milieu parfois difficile. Au contraire, face à la rigueur des hivers rencontrés par *M. marmota*, cette dernière a développé des formes d'entraide entre les individus de la population, qui hibernent dans le même terrier pour limiter les déperditions d'énergie et favoriser la survie des jeunes (Allainé & Theuriau 2004): c'est la thermorégulation sociale. La socialité implique également un certain nombre de coûts et bénéfices pour ces espèces, notamment entre la compétition pour les partenaires sexuels et les soins parentaux. Cependant, aucun lien n'a été fait entre la longévité d'une espèce et son degré de socialité (Blumstein & Møller 2008).

Tableau 11 : Degré de socialité des différentes espèces du genre marmota (adapté de Allainé 2000 et Armitage 2007). (a) Degré de socialité : 1=Asocial, 2=Intermédiaire, 3=Très social. (b) Les familles restreintes incluent un couple dominant avec 1 à 3 femelles et des yearlings (jeunes de 1an). (c) Les familles étendues incluent un couple dominant, des adultes subordonnés et des yearlings. (d) 1: Michener (1983); 2: Meier (1992); 3: Bronson (1964); 4: Armitage (1989); 5: Armitage (1991); 6: Blumstein & Armitage (1999); 7: Goossens et al. (1998); 8: Arnold (1990a); 9: Arnold (1990b); 10: Perrin et al. (1993); 11: Arnold (1988); 12: Blumstein & Arnold (1998); 13: Barash (1973); 14: Holmes (1984) ; 15: Barash (1974); 16: Bryant (1996); 17: Heard (1977); 18: Rausch & Bridgens (1989) ; 19: Leberre et al. (1994); 20: Bibikow (1996); 21: Maschkin (1982); 22: Mashkin & Baturin (1993); 23: Zimina (1978); 24: Mikhailyuta (1991); 25: Mosolov & Tokarsky (1994); 26: Kapitonov (1978); 27: Wasser & Barash (1983); 28: Rymalov (1994).

Species	Sociality ^a	Social organization	Mating system	Dispersal	Group hibernation	Reference ^d
<i>M. monax</i>	1	Solitary	Polygynous	Young dispersal	No	1,2,3
<i>M. flaviventris</i>	2	Matrilines	Polygynous	Yearling dispersal	No / Yes	4,5,6
<i>M. caligata</i> <i>M. olympus</i> <i>M. vancouverensis</i>	3	Restricted families ^b	Polygynous	2 years old dispersal	Yes	14,15,27 13,6 6,16,17
<i>M. baitacina</i> <i>M. bobac</i> <i>M. browerii</i> <i>M. camtschatica</i> <i>M. caudata</i> <i>M. himalayana</i> <i>M. marmota</i> <i>M. menzbieri</i> <i>M. siberica</i>	3	Extended families ^c	Monogamous or Polygynous	Adult dispersal, delayed dispersal	Yes	6,20,24 6,19,20,28 18,6 6, 25,28 12,6 20 7,8,9,10,11 20,21,22 6, 23

L'évolution de la socialité explique en partie la différence de réponse au climat que l'on observe entre la marmotte américaine (Ozgul et al. 2010) et la marmotte alpine. Une meilleure efficacité de l'hibernation, combinée à un enneigement supérieur, favorise la marmotte américaine pour qui les changements climatiques vont diminuer encore plus les coûts de l'hibernation (voir Article 1 et Tableau 12). Par ailleurs, l'augmentation de la survie apparente des subordonnés de la marmotte alpine vient supporter la théorie de Barash (1974), et indique que lorsque les conditions sont défavorables, le degré de socialité augmente. Le climat pourrait donc influencer sur les traits d'histoire de vie à travers une adaptation des comportements. (Møller 2011) a par exemple démontré qu'en réponse à des hivers extrêmement rigoureux, les hirondelles rustiques (*Hirundo rustica*) étaient capables d'adapter ponctuellement leur comportement l'année suivante en réduisant le degré de socialité lors de la reproduction. Si le changement climatique se poursuit, la population de marmotte alpine pourrait évoluer vers une dispersion retardée, et par conséquent, vers un

âge à la première reproduction plus tardif, en compensation d'une meilleure survie juvénile (et adulte puisque tous hibernent dans le même terrier).

Tableau 12 : Tableau récapitulatif des différences entre les deux populations de *Marmota flaviventris* (Ozgul et al. 2010) et *Marmota marmota* (Arnold et al. 1990, Tafani et al. 2013).

	<i>Marmota flaviventris</i>	<i>Marmota marmota</i>
Site	Rocheuses	Alpes françaises
Épaisseur de neige moyenne en hiver	+ de 4m	1 à 2m
Perte de masse durant l'hibernation	2g / jour	8 g / jour
Economies d'énergie pendant l'hibernation	83 %	44 %
Type d'hibernation	Seule	En groupe

1.2.1.2 Dispersion retardée : une décision individuelle pour la communauté

La plupart du temps, les marmottes alpines quittent leur territoire natal pour se reproduire ailleurs durant le printemps suivant leur troisième hibernation (à 3ans) ; et seulement 15% des marmottes dispersent après leur seconde hibernation à l'âge de la maturité sexuelle (Arnold 1993). Le choix d'une dispersion tardive est donc le résultat d'une contrainte environnementale forte qui limite la capacité de dispersion des individus. Trois hypothèses ont été avancées pour expliquer ce phénomène:

- (1) à cause de courtes saisons de croissance aux altitudes élevées, les jeunes ont besoin de plus de temps pour atteindre une masse corporelle suffisante pour disperser (Barash 1973, 1974b), et la tolérance des adultes envers les subordonnées matures sexuellement peut être considérée comme une allocation parentale prolongée qui augmente la chance de ces derniers de se reproduire dans le futur (Armitage 1987),
- (2) La faible disponibilité en territoires et en partenaires sexuels ainsi que le risque de mortalité due à la dispersion elle-même sélectionnent des tactiques d'évitement du risque,

- (3) En restant sur le territoire de leurs parents pour la thermorégulation sociale, les « helpers » augmentent la survie juvénile d'individus apparentés (Allainé & Theuriau 2004) et augmentent donc indirectement la fitness de ces derniers.

Chaque hypothèse trouve un certain écho chez la marmotte alpine selon l'âge du subordonné, mais aucune ne peut expliquer à elle seule le comportement de dispersion observé chez cette espèce. La tactique d'évitement du risque est par exemple justifiée pour les jeunes individus mais pas pour les plus âgés puisqu'on ne trouve pas de subordonnés de plus de 6 ans sur les territoires (Arnold 1993, observations de terrain).

Dans le contexte du changement climatique, le retard de la dispersion des subordonnés est une hypothèse plausible, mais qui comporte aussi des coûts individuels. Le maintien des subordonnés sur le territoire permet d'une part d'augmenter la survie juvénile, mais risque aussi augmenter le niveau de compétition intra-sexuelle au sein d'une famille, de retarder l'âge à la première reproduction, et de diminuer les chances de réussite au moment de la dispersion. Le choix de disperser nécessite donc un équilibre entre les coûts et les bénéfices au niveau individuel qui vont déterminer une taille de groupe optimale. Dans notre cas, il est possible que les changements climatiques limitent les chances de disperser, et que par conséquent, les subordonnés choisissent de rester sur leur territoire en attendant le moment propice pour disperser.

1.2.1.3 Densité dépendance et maintien d'une taille de groupe optimale

La densité-dépendance limite les performances individuelles à mesure que la densité de population augmente (Nicholson 1933). Le principal mécanisme de régulation par la densité est la compétition intraspécifique qui augmente quand la qualité et la quantité de ressources disponibles est limitante. Lorsque la densité est élevée, la compétition pour les ressources rend généralement les populations plus vulnérables aux variations du climat (Gaillard et al. 1997; Loison & Langvatn 1998; Post & Stenseth 1999; Coulson et al. 2000; Solberg et al. 2001). Dans le cas de la marmotte alpine, la densité-dépendance va s'exprimer principalement au niveau de l'unité familiale plutôt qu'au niveau de la population. Dans ce sens, une modification de la structure de la population comme il est attendu avec les effets du climat pourrait induire de la densité-dépendance. Nous n'avons

cependant pas trouvé d'effet de la taille de groupe sur la fécondité des femelles. Mais il n'est pas exclu qu'il existe un retard entre la restructuration du groupe et ses effets sur le taux de croissance de la population, ou que le nombre réduit de femelles suivies pour la reproduction n'ait pas permis de le mettre en évidence.

En effet, la diminution de survie juvénile observée actuellement risque de diminuer le nombre de subordonnés disponibles l'année suivante pour devenir « helpers ». Par conséquent, il est possible que la taille des groupes soit de plus en plus réduite, ce qui pourrait avoir des conséquences dramatiques pour la population de marmotte alpine. En accord avec cette hypothèse, nous avons trouvé une tendance négative forte dans la taille de groupe des marmottes alpines étudiées (-0.056 ± 0.025 , $p=0.02$, Figure 25). La diminution de la taille de portée pourrait donc entraîner un déclin de la taille de population sur le long terme.

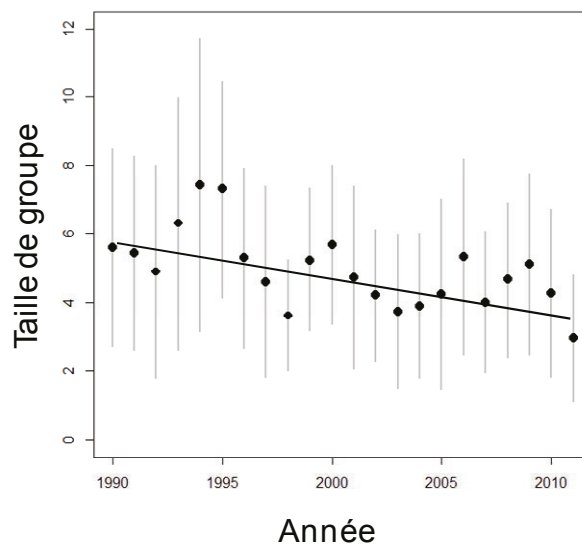


Figure 25 : Variations de la taille de groupe chez la marmotte alpine de la Grande Sassièrre entre 1990 et 2011

Cette hypothèse est appuyée par le modèle prédictif de Stephens et al. (2002) qui ont modélisé la dynamique d'une population de marmottes alpines à forte ou faible densité. En tenant compte avec le plus de précision possible de la structure sociale de cette espèce, leur modèle prédit l'apparition d'un effet Allee démographique important à faible densité de population. L'effet Allee, à l'inverse de la densité dépendance, prédit qu'à partir d'un certain seuil les très petites populations sont entraînées rapidement vers l'extinction car la faible densité de population a un impact négatif sur la fitness des individus (Allee 1931). La

recherche d'un partenaire sexuel, qui devient plus difficile à petite densité, et la thermorégulation sociale, qui devient moins efficace quand la taille de groupe est faible, sont les composantes majeures de cet effet Allee qui vont faire diminuer le taux de croissance maximal de la population et potentiellement mener à terme cette population à l'extinction (Stephens et al. 2002).

Bien sûr, ces résultats sont issus de modélisations et pas de données réelles, ce qui ne permet pas de conclure de manière certaine sur leur probabilité de réalisation en milieu naturel. Cependant, si le réchauffement climatique perdure et que la taille de groupe continue à diminuer, les conséquences pourraient être dramatiques pour cette population de marmotte alpine. Finalement, la résilience des marmottes alpines au climat pourrait passer par le maintien d'une taille de groupe optimale et d'un fort degré de socialité. Il sera nécessaire pour faire suite à cette étude de regarder plus en détail les changements des taille et de composition des groupes chez la marmotte alpine, et leur impact sur la dynamique des populations, pour pouvoir répondre à un certain nombre de questions toujours en suspens. Par exemple, dans quelle mesure la marmotte alpine sera-t-elle capable de s'adapter au changement climatique et surtout en combien de temps ? Les effets positifs du climat à travers l'émergence précoce de l'hibernation et une prise de poids rapide au printemps pourront-ils à terme contrebalancer les effets négatifs d'une thermorégulation de moins en moins efficace en hiver ?

1.2.2 Bilan démographique

1.2.2.1 Bilan

En résumé, le succès reproducteur des femelles (tout âge confondu) est le paramètre démographique le plus influencé par les changements climatiques. La survie adulte reste, quant à elle, assez stable entre les années 1990 et 2011. La marmotte ayant une longévité importante et la survie adulte montrant peu de variabilité temporelle, on s'attend à ce que la survie adulte soit le paramètre le plus influent sur le taux de croissance de la population (Gaillard et al. 1998, 2000). Cependant, la marmotte alpine, bien qu'ayant une espérance de vie de près de 16ans, est de taille bien inférieure aux ongulés de montagne qui partagent son milieu de vie. De plus, comme une faible proportion seulement de femelles se reproduisent chaque année (uniquement les femelles dominantes), l'effectif de la population peut

grandement varier en fonction du recrutement et de la proportion de femelles reproductrices dans la population. Ozgul et al. (2007) ont d'ailleurs montré que les variations des paramètres reproductifs étaient les principaux responsables de la dynamique temporelle d'une population de *Marmota flaviventris* (voir aussi Oli & Armitage (2004)).

A ce stade de l'étude, nous avons réalisé des analyses démographiques simples sur notre population de marmotte alpine, afin de voir quels paramètres avaient le plus d'influence sur le taux de croissance de la population. Pour ce faire nous avons simplifié le cycle de vie de la marmotte (voir Figure 26). Nous considérons uniquement les femelles, et nous n'avons conservé que 4 classes d'âges (Cohas et al. 2007a, Article 3). Le statut social et la transition de l'état de subordonné à l'état de dominant ne sont pas pris en compte. Seuls les individus de 3 ans et plus peuvent potentiellement se reproduire, parmi lesquels la proportion d'individus s'étant réellement reproduit est notée P_r (proportion de reproducteurs, Figure 26). Le recrutement est donc une fonction de la proportion de reproducteur et de la taille de portée (notée LS).

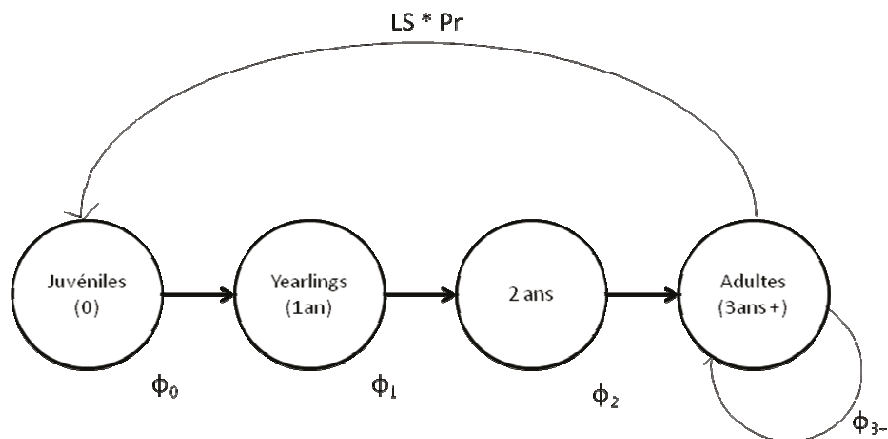


Figure 26 : Cycle de vie simplifié de la marmotte alpine. P_r = proportion de reproducteur, LS = taille de portée, Φ = survie.

Nous avons ensuite modélisé la dynamique de la population à l'aide d'une matrice pré-reproduction de Leslie (Caswell 2001), en utilisant les paramètres estimés dans l'Article 1 et 3. A l'aide de cette matrice, nous avons calculé le taux de croissance déterministe de la population et l'élasticité de chaque paramètre démographique (i.e. lorsqu'on modifie de 1% la valeur d'un paramètre, l'élasticité mesure le changement proportionnel observé sur le taux de croissance).

La population de marmotte alpine a un taux de croissance déterministe de 0.96 et un taux de croissance stochastique de 0.93 (calculé comme la moyenne géométrique des λ annuels). La population est donc actuellement en déclin bien que le taux de croissance soit proche de 1. Le temps de génération est de 6.3ans pour cette population. Ce temps de génération est très long pour un mammifère de cette taille, puisqu'il est comparable à celui d'ongulés de taille moyenne comme le chamois (*Rupicapra rupicapra*). Cela renforce l'idée que la marmotte alpine a bien une tactique d'histoire de vie lente. Comme attendu pour une espèce au cycle de vie lent, la survie adulte a la plus forte élasticité, ce qui veut dire qu'une variation de cette dernière a un fort impact sur le taux de croissance de la population. La marmotte alpine ne se reproduisant qu'à partir de 3ans, les autres paramètres démographiques ont tous la même élasticité, environ trois fois plus faible que celle de la survie adulte.

Tableau 13 : mesures de l'élasticité (e_i) et du coefficient de variation (CV) pour chaque paramètre démographique de la marmotte alpine.

Paramètres	e_i	CV_i
ϕ_1	0.157	0.195
ϕ_2	0.157	0.285
ϕ_3	0.527	0.145
$LS \cdot P_r \cdot \phi_0$	0.157	0.413

Une analyse démographique rétrospective de cette population nous a permis de voir que le recrutement était le paramètre le plus variable d'une année sur l'autre (avec un CV de 0.41), tandis que la survie adulte était à l'opposé le paramètre le plus stable (avec un CV de 0.15, Tableau 13). La survie des individus de 2ans varie également de manière importante même si ces variations sont deux fois moins importantes que celle du recrutement au cours du temps (Tableau 13). Chez la marmotte alpine, les paramètres démographiques présentant le moins de variation temporelle (survie adulte) sont donc ceux qui ont la plus grande élasticité et inversement.

La somme des contributions des différents paramètres à la variance du lambda (calculés comme le produit de leur élasticité au carré et de leur coefficient de variation au carré) donne une estimation de la variance du lambda. La variance du taux de croissance de la population de marmotte alpine estimée est donc de 0.014. Les contributions des différents paramètres démographiques à cette variance sont reportées dans la figure 27.

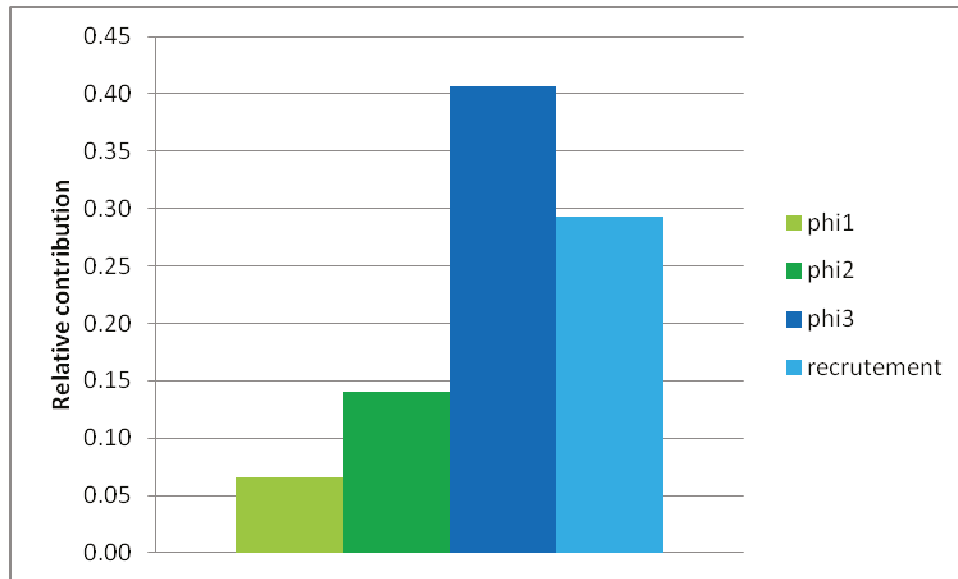


Figure 27 : Contribution relative des différents paramètres démographiques à la variance du taux de croissance de la population de la marmotte alpine.

Bien que la variabilité temporelle de la survie adulte soit faible, sa contribution à la variance du λ reste la plus importante. Cela peut s'expliquer par le fait que les contributions absolues des paramètres démographiques sont faibles sur la période d'étude, ce qui peut limiter la variance du λ , et rapprocher les contributions relatives des valeurs d'élasticité (voir Gaillard et al. *in press* pour une étude de cas sur le chevreuil). Cependant, on voit bien sur la figure 27 que la contribution du recrutement au λ est également assez forte pour cette population (proche de 30%), ce qui indique bien que la diminution du recrutement (qui passe à la fois par la diminution de la taille de portée (Article 1) et la baisse de survie juvénile (Article 3)) pourrait être en grande partie responsable de la diminution du taux de croissance.

1.2.2.2 Statut et avenir de la population

Le bilan démographique de la marmotte alpine nous renseigne un peu plus sur le statut actuel de la population de marmottes alpines de la Grande Sassièr. Avec un taux de croissance plus faible que 1, la population de marmotte alpine de la Grande Sassièr semble être en déclin. De plus, la baisse actuelle observée de la survie juvénile et de la taille de portée face aux changements climatiques, semblent contribuer de manière importante aux variations du taux de croissance ce qui n'est pas de bonne augure pour cette population. Si

le changement climatique se prolonge en limitant de plus en plus l'épaisseur de la couche de neige, et que la marmotte alpine n'est pas à même de compenser cette perte énergétique en optimisant la composition et la taille de groupe, la population pourrait continuer à diminuer, et ce potentiellement à un rythme plus soutenu.

Cependant, il existe également des arguments positifs qui pourraient contrebalancer à long terme les effets négatifs de la diminution du couvert neigeux. Premièrement, nous avons montré dans l'article 1 que la précocité du déneigement au printemps avait un effet positif sur la taille de portée et le poids des femelles. Si le changement climatique se poursuit, la durée de l'hibernation pourrait être suffisamment réduite pour compenser les pertes énergétiques dues à des hivers plus rigoureux et permettre ainsi d'augmenter la taille de portée et le poids des animaux (comme c'est le cas aux états unis Ozgul et al. 2010). Cependant, l'augmentation des températures influe également sur les conditions estivales qui pourraient devenir fortement limitantes pour une espèce qui ne supporte pas de rester longtemps en dehors de son terrier quand il fait plus de 25°C (Türk & Arnold 1988). Cet argument a donc ses limites. De même, nous avons montré qu'une taille optimale de groupe incluant un nombre important de helpers pourrait contribuer à augmenter la survie juvénile (Allainé & Theuriau 2004, Article 3). Cependant, la diminution actuelle de la taille de portée pourrait limiter le nombre potentiel de helpers disponible pour la génération suivante. Cet argument a donc également ses limites et l'avenir de la marmotte alpine pourrait dépendre de sa rapidité de réponse (par exemple pour la mise en place d'une taille de groupe optimale) face aux changements globaux.

1.2.3 Stratégies d'histoires de vie et comparaison interspécifique

1.2.3.1 L'approche interspécifique

Il existe de grandes différences dans la réponse des espèces au climat, que ce soit entre deux populations très proches phylogénétiquement mais à des latitudes différentes (Martínez-Jauregui et al. 2009), ou bien entre deux espèces différentes qui vivent en sympatrie. Nous sommes donc en mesure de nous demander à quelle échelle il est possible de faire des comparaisons et avec quel type de données. Dans la littérature, on trouve un grand nombre d'effets du climat sur la performance démographique des espèces. Le

Tableau 14 fait une liste non-exhaustive de ces relations pour trois types d'espèces contrastées sur le plan démographique: les ongulés, les rongeurs, et un oiseau alpin.

Tableau 14 : Quelques exemples des effets du climat sur les paramètres démographiques de plusieurs herbivores alpins et quelques autres espèces confrontées à une forte saisonnalité. Les saisons sont définies de manière différente dans chaque article, généralement le printemps comprends entre 1 et 3 mois d’Avril à juin, la saison estivale (été) comprend entre 1 et 3 mois de Juillet à Septembre et l’hiver comprends entre 3 et 4 mois de décembre à mars. NPI = North Pacific Index.

Espèce	Variable climatique	Paramètre démographique	Effet	Référence
Bouquetin des Alpes (<i>Capra ibex ibex</i>)	Température estivale	Comportement d'alimentation (timing)	Négatif	Aublet et al. 2009, Grignolio et al. 2004,
	Précipitations estivales	Effectif de la population	Positif	Grotan et al. 2008
	Épaisseur de neige en hiver	Domaine vital	Négatif	Grignolio et al. 2004
	Épaisseur de neige en avril	Effectif de la population	Négatif	Grotan et al. 2008
Renne (<i>Rangifer tarendus</i>)	Précocité de la végétation au printemps	Masse corporelle des jeunes	Positif	Pettorelli et al. 2005c
	Température en juin	Masse corporelle des jeunes	Négatif	Solberg et al. 1991
	Épaisseur de neige en hiver	Masse corporelle des jeunes	Aucun	Pettorelli et al. 2005c
	Épaisseur de neige en hiver à t-1	Nombre de jeunes par femelle	Positif	Solberg et al. 1991
	Précocité de la fonte de la neige au printemps	Taux de reproduction	Positif	Helle et al. 2008
	Présence de neige dure, glace en hiver	Taux de reproduction	Négatif	Helle et al. 2008
	NAO d’hiver	Survie hivernale	Négatif	Helle et al. 2008
Caribou (<i>Rangifer tarandus caribou</i>)	conditions hivernales et Température en mai	Recrutement (mortalité néo-natale)	Positif	Hegel et al. 2010
Chamois (<i>Rupicapra rupicapra</i>)	Qualité du fourrage printemps-été	Masse corporelle des jeunes	Positif	Garel et al. 2011
	Précocité du printemps	Masse corporelle des jeunes	Positif	Garel et al. 2011
	Température printemps-été	Masse corporelle des jeunes	Négatif	Rughetti et al. 2012
	Épaisseur de la neige en hiver	Survie hivernale	Négatif	Jonas et al. 2008
Mouflon (<i>Ovis gmelini</i> & <i>Ovis canadensis</i>)	Température estivale	Activité (taux et timing)	Négatif	Bourgoin et al. 2011
	Vitesse de croissance de la végétation (NDVI slope)	Masse et survie des jeunes	Négatif	Pettorelli et al. 2007
Chèvre des rocheuses (<i>Oreamnos americanus</i>)	Sévérité hivernale (NPI)	Survie juvénile	Négatif	Hamel et al. 2010
	Vitesse de croissance de la végétation (NDVI slope)	Masse et survie des jeunes	Négatif	Pettorelli et al. 2007
Cerf élaphe (<i>Cervus elaphus</i>)	Sévérité hivernale	Masse corporelle des yearlings et survie des jeunes	Négatif	Loison et al. 1998
	Dégrés-jours en mai-juin	Survie (toute classe d'âge)	Positif	Loison et al. 1998

Espèce	Variable climatique	Paramètre démographique	Effet	Référence
	NAO l'hiver précédent la naissance de la cohorte	Croissance, fécondité	Négatif	Post et al. 1999
Wapiti (<i>Cervus canadensis</i>)	Epaisseur de neige en hiver	Taux de rencontre de la végétation	Négatif	Robinson et al. 2012
	Chutes de neige en hiver	Fécondité	Négatif	Patterson et al. 2002
Cerf de virginie (<i>Odocoileus virginianus</i>)	Epaisseur de neige en automne	Fécondité des jeunes femelles	Négatif	Simard et al. 2010
	Productivité végétale au printemps (NDVI)	Fécondité des adultes et vieilles femelles	Positif	Simard et al. 2010
Hamster commun (<i>Cricetus cricetus</i>)	Température hivernale, durée de la couverture neigeuse	Taille de portée	Négatif	Hufnagl et al. 2011
Spermophile à manteau doré (<i>Spermophilus lateralis</i>)	Précipitations estivales à t-1	Succès reproducteur	Négatif	Kneip et al. 2012
	Précipitations estivales à t-1	Survie juvénile	Négatif	Kneip et al. 2012
Spermophile du Columbia (<i>Spermophilus columbianus</i>)	Température au printemps (fonte de la neige)	Date d'émergence, fitness individuelle	Positif	Lane et al. 2012
	Occurrence de tempêtes de neige en hiver	Survie hivernale, succès reproducteur	Négatif	Neuhaus et al. 1999
	Date première chute de neige	Survie juvénile	Négatif	Schwartz et al. 2005
Marmotte à ventre jaune (<i>Marmota flaviventris</i>)	Température moyenne en hiver, nombre de jours hors gel	Taille de portée	Positif	Schwartz et al. 2005
	Précocité du printemps	Masse corporelle	Positif	Ozgul et al. 2010
Loir gris (<i>Glis glis</i>)	Disponibilité des ressources en Juin	Taille de portée	Positif	Kager et al. 2009
	Epaisseur de neige en hiver	Abondance l'été suivant	Positif	Bilodeau et al. 2013
Lemming (<i>Lemmus lemmus</i>)	Densité de la neige en hiver	Abondance l'été suivant	Négatif	Bilodeau et al. 2013
	Dureté de la neige en hiver	Cyclicité de la population	Négatif	Kausrud et al. 2008
	Hivers doux (combinaison de température et épaisseur de neige en hiver)	Survie hivernale	Négatif	Hoset et al. 2009
Campagnol (<i>Microtus arvalis</i> , <i>Microtus oeconomus</i> & <i>Myodes gapperi</i>)	Epaisseur de neige en hiver	Survie hivernale	Positif	Lindstrom et al. 1994
	Epaisseur de neige et espace subnivéen	Survie hivernale	Négatif	Korslund et al. 2006
	Epaisseur de neige en hiver	Survie hivernale	Positif	Boonstra et al. 2006
Lagopède (<i>Lagopus muta</i> & <i>Lagopus leucura</i>)	Précocité du printemps (fonte de la neige)	Succès reproducteur	Positif	Novoa et al. 2008, Clarke et al. 1992, Martin et al. 2004

D'après ce tableau, on peut discerner des grandes relations entre les variables climatiques et les espèces alpines. On voit par exemple que globalement la précocité et la qualité du printemps a globalement un effet positif sur toutes les espèces quelles que soit leur tactique d'histoire de vie ou leur taille. De même, les conditions estivales et en particulier la température, sont souvent limitantes pour toutes les populations ; qui ont tendance à ne pas supporter les fortes chaleurs.

Les conditions hivernales influencent par contre différemment les espèces qui vivent sur la neige, sous la neige ou qui hibernent. Les deux derniers type d'espèce sont généralement de petite taille. Globalement, l'épaisseur de neige a un fort effet isolant pour les espèces vivant sous la neige et les espèces hibernantes. Par conséquent, c'est surtout les variables liées à la neige qui vont influencer sur les paramètres démographiques de ces espèces (voir Tableau 14). Par contre, les indices globaux ou locaux caractérisant des hivers plus ou moins doux marcheront mieux sur les espèces actives toute l'année (comme les ongulés). Une caractéristique des milieux froid a également un fort effet négatif chez toutes les espèces, et principalement les espèces subnivéennes, la présence de glace ou de neige dure. En effet, la densité de la neige, sa dureté et la présence de glace diminuent l'effet isolant, détruit ou rend innaccessibles les ressources alimentaires et fragmente l'habitat des petits mammifères. De même, la présence de glace limite les déplacements et l'accès à la nourriture chez les ongulés (voir Stien et al. (2012) pour une comparaison des effets de l'alternance pluie et neige (création de glace) sur des espèces sympatriques de taille très différentes).

En dehors de ces patrons généraux, il est difficile de tirer des conclusions de ce type de revue bibliographique car les indices testés, les paramètres démographiques et les suivis de populations ne sont pas standardisés d'une étude à l'autre. De plus, bien qu'on retrouve des effets communs du climat à toutes les espèces, le sens dans lequel les changements climatiques vont faire évoluer cette relation peuvent varier d'un endroit à un autre (Nielsen et al. 2012, voir aussi l'exemple de la cyclicité des lemmings, qui augmente ou diminue selon les localisations (Bilodeau et al. in press, Kausrud et al. 2008, Gilg et al. 2009). L'approche démographique est dans ce cas souvent de meilleure qualité (Barbraud et al. 2011).

1.2.3.2 Les effets du climat sur le bouquetin des Alpes

Les premiers résultats obtenus chez le bouquetin des Alpes montrent que le recrutement et la survie des jeunes sont affectés par les mêmes variables climatiques que les marmottes alpines, mais dans une moindre mesure. En effet, les bouquetins ont une stratégie d'histoire de vie très lente, avec un poids élevé (de 40 à 50kg pour les femelles) et une durée de génération longue (allant de 6.2 à 9.6 ans dans les 4 populations de l'article 4, Largo (2008)). De plus, les femelles adoptent une stratégie très conservatrice en minimisant les coûts de la reproduction au profit de leur maintenance. Elles ne vont donc s'engager dans la reproduction que lorsque les conditions sont réunies (condition physique et conditions météo) pour mener cette dernière à terme. Les résultats d'analyses effectués sur les mêmes populations de bouquetins que dans l'Article 4, en Vanoise et dans les Ecrins, ont démontré qu'il y avait très peu de variabilité temporelle dans la survie adulte. Ce n'est qu'après 8ans que les performances commencent à diminuer et qu'à partir de 13ans que les individus sénescents sont plus sensibles au climat, notamment à la sévérité hivernale qui diminue leurs chances de survie une mauvaise année (Largo 2008). Le taux de croissance des populations étant fortement sensible à un pourcentage de variation donné de la survie adulte et très faiblement sensible au même pourcentage de variation du recrutement ; la survie des vieux individus peut jouer un rôle important sur la dynamique de la population. Ce n'est pas le cas pour la plupart des espèces d'ongulés qui vivent rarement jusqu'à des âges aussi avancés (Toïgo et al. 2007). En effet, quand le taux de croissance de la population est très sensible à un changement donné de survie adulte, celle-ci varie peu dans le temps et est donc peu susceptible de modifier les effectifs des populations.

1.2.3.3 Comparaison avec la marmotte alpine

Le bouquetin des Alpes est environ dix fois plus gros que la marmotte alpine et sa durée de génération est un peu plus longue en moyenne (Figure 28).

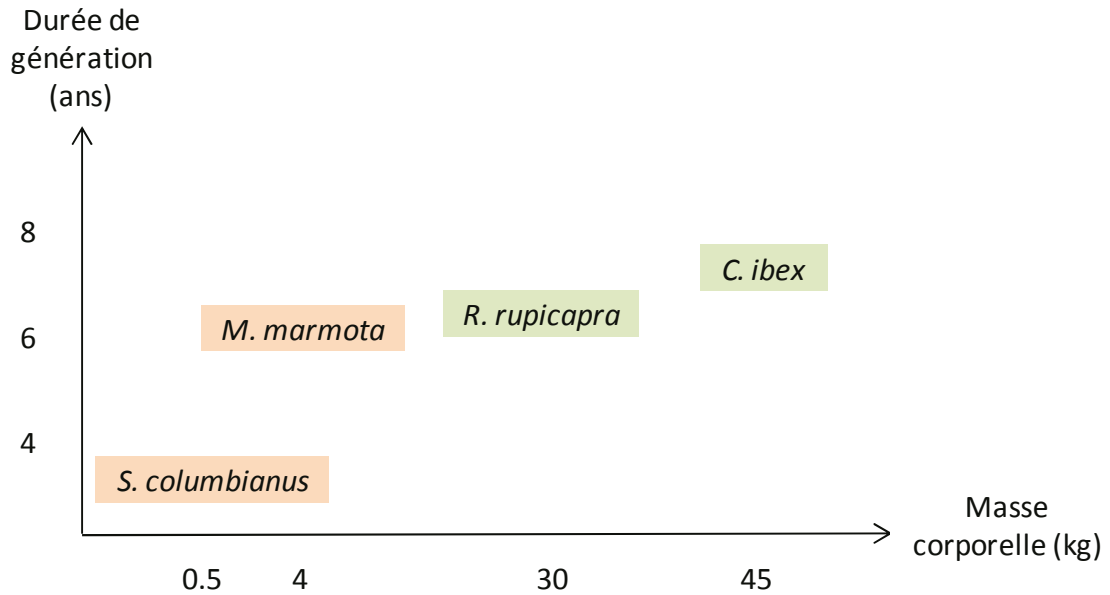


Figure 28 : Quelques espèces herbivores des milieux alpins le long d'un gradient de temps de génération et de masse corporelle. Deux espèces sont hibernantes : la marmotte alpine (*Marmota marmota*) et l'écureuil à manteau doré (*Spermophilus columbianus*). Les deux autres sont des ongulés alpins : le bouquetin des Alpes (*Capra ibex*) et le chamois (*Rupicapra rupicapra*).

Théoriquement, l'élasticité du taux de croissance à la survie adulte devrait donc être plus élevée chez le bouquetin que chez la marmotte alpine. De plus, sa stratégie d'histoire de vie très conservatrice lui permet de diminuer l'impact du climat sur le recrutement en privilégiant la maintenance des individus aux dépens de la reproduction. Uniquement les femelles en bonne condition physique, ainsi que les mâles de bonne qualité (les plus gros et souvent les plus vieux) vont s'engager dans la reproduction quand les conditions sont mauvaises. Cette stratégie d'histoire de vie limite la variabilité temporelle des paramètres de reproduction comme la fécondité. Elle augmente par contre l'élasticité à la survie des vieux individus qui forment une grande part de la population.

Cependant, si on regarde les résultats des analyses prospectives déjà réalisées par Largo (2008) sur les quatre populations de bouquetin étudiées dans l'article 4 (Tableau 15), on s'aperçoit que les valeurs d'élasticités sont très proches chez les deux espèces. Ce qui pourrait également expliquer leur temps de génération très proche malgré leur différence de taille. Cependant, pour comprendre comment le climat et la démographie interagissent chez ces deux espèces il nous manque à l'heure actuelle quelques données.

Tableau 15 : Taux de croissance (λ), durée de génération (TB), pourcentage d'individus de 1an et de plus de 13ans dans la population (%1an, %13+) et élasticités aux paramètres démographiques pour 4 populations de bouquetins. « *er* » représente l'élasticité au recrutement puis « *ey* » à la survie juvénile, « *epa* » à la survie des prime-age », « *esen1* » à la survie de 8 à 12 ans et « *esen2* » à celle des 13ans et plus.

<i>Population</i>	λ	<i>TB</i>	%1an	%13+	<i>Elasticité</i>				
					<i>er</i>	<i>ey</i>	<i>epa</i>	<i>esen1</i>	<i>esen2</i>
Maurienne	1,052	8	11,7	10,4	0,125	0,125	0,566	0,153	0,031
Prariond	1,033	6,67	12,6	12,3	0,150	0,150	0,565	0,106	0,031
Champsaur	1,073	9,62	13,7	14,8	0,104	0,104	0,501	0,188	0,103
Valbonnais	1,019	6,21	13,8	9,9	0,161	0,161	0,584	0,071	0,022

A ce stade de l'étude, il serait nécessaire d'aborder les volets « survie » et « analyse rétrospective » pour les populations de bouquetin des Alpes afin de pouvoir comparer les deux espèces sur des bases démographiques.

Malgré l'avancement plus restreint de la comparaison intraspécifique, l'étude des populations de bouquetin a été l'occasion de soulever de nombreuses questions évolutives. Notamment, nous avons pu pointer le manque d'étude des interactions entre la démographie et le climat. En effet, très peu d'études ont déterminé les effets du changement climatique sur les processus démographiques qui façonnent le taux de croissance (Gaillard et al. *in press*). Cette thèse a donc permis, en plus de l'étude d'un cas particulier, d'aborder des méthodes récentes et essentielles dans l'étude des changements globaux en écologie, qui mériteraient d'être poursuivis avec un plus grand nombre d'espèces dans le futur.

CONCLUSIONS ET PERSPECTIVES

Nous avons montré dans cette étude que la population de marmotte alpine de la Grande Sassière souffrait du changement climatique. En effet, les variations accrues du recrutement face aux changements climatiques contribuent de manière importante aux variations du taux de croissance de la population, et donc potentiellement à son déclin. Il serait indispensable à l'heure actuelle de disposer de plusieurs populations de marmottes alpines réparties dans l'arc alpin pour pouvoir conclure de manière formelle sur la répétabilité de ces observations à une échelle plus large. En effet, même si nous montrons dans cette étude qu'une population de marmotte alpine souffre fortement du changement climatique et que cette population est en déclin, il est possible qu'à une autre localisation ou à une autre altitude, la réponse des populations soit différente. Il existe plusieurs explications à cela. La première est la forte variabilité du couvert neigeux d'un endroit à un autre, même proche. De plus, les modifications du couvert neigeux avec le réchauffement global sont très peu prévisibles au-delà de 1500m d'altitude (GIEC 2007, Beniston et al. 2003). Il est donc possible que l'épaisseur de neige diminue moins vite, voire même augmente, dans d'autres localités (Inouye et al. (2000) ont par exemple constaté une augmentation du couvert neigeux sur leur site d'étude pendant la durée de leur étude). De plus, notre site d'étude se situe à 2300m d'altitude ce qui correspond à la partie supérieure de l'aire de répartition des marmottes alpines. Les températures et les épaisseurs de neige en hiver y sont donc respectivement plus froides et plus importantes qu'à plus faible altitude. Il se pourrait donc qu'avec le réchauffement global, les contraintes énergétiques diminuent pendant l'hibernation chez les espèces situées à plus faible altitude (cependant, la limitation thermique estivale (Türk & Arnold 1988) restera identique, voire sera accentuée à faible altitude).

Dans le contexte d'un réchauffement climatique qui se prolongerait de manière exponentielle au long du XXI^{ème} siècle, ce type d'étude est essentiel à la compréhension des mécanismes qui lient le climat et les performances démographiques des individus pour pouvoir prédire les futures variations de population. Il serait maintenant nécessaire de compléter cette étude par le suivi de plusieurs populations de mammifères aux stratégies biodémographiques contrastées, afin de pouvoir établir un gradient de la réponse au climat selon les stratégies d'histoire de vie. Ce type d'approche pourrait permettre d'établir des

règles de gestion puisqu'une grande partie des espèces alpines vivent dans des réserves naturelles. Jusqu'à présent, très peu d'exemples de mesures pratiques de gestion des espèces face à des modifications profondes de leur environnement sont connus (Hulme 2005, King 2005). Seuls Araujo et al. (2004) et Shaw et al. (2012) ont démontré que la gestion de la biodiversité face aux changements globaux demanderait de transformer des territoires en réserves naturelles afin d'augmenter les zones refuges pour les animaux. Cependant, d'ici 2050 Shaw et al. (2012) estiment à plus de 256 000ha le besoin en aires protégées supplémentaires (pour un coût de plus d'1.5 billion de dollars). Dans ce contexte, il est important d'apporter des solutions de gestion plus durables.

AMELIORATIONS TECHNIQUES

1.1 Meilleure mesure de la neige et des conditions hivernales

Pour faire suite à cette étude et clarifier davantage les mécanismes d'action du climat sur la marmotte alpine, un certain nombre d'expériences et d'améliorations techniques ont été envisagées, ou sont actuellement testées sur le terrain. Comme il a été dit précédemment, la neige est une variable particulièrement difficile à mesurer. L'épaisseur de neige varie beaucoup d'un sommet à l'autre même au. De plus, il est difficile de connaître précisément les conditions météorologiques à un point donné lorsque les stations météorologiques sont dispersées et à des altitudes variables. Bien que nous soyons confiants sur l'existence d'une forte corrélation entre les données neige de la station de Tignes et l'épaisseur de neige effective sur le site d'étude, notamment grâce à nos observations quotidiennes de terrain, l'installation d'une station météorologique sur le site même améliorerait grandement nos connaissances des conditions hivernales réellement ressenties par les marmottes et permettrait de connaître avec précision les conditions favorables pour une hibernation efficace.

Depuis 2010, l'installation de capteurs (HOBO UA-002-08 Pendant Temp/Light) qui enregistrent la température et la luminosité permet de mesurer quotidiennement ces deux variables (toutes les 4h). Afin de connaître également la hauteur de neige, des tests sont en cours sur l'utilisation d'une tige métallique verticale plantée dans le sol, avec des capteurs fixés à intervalle régulier le long de cette tige. Une luminosité très basse pendant un long laps de temps correspondra donc au temps passé par le capteur sous la neige (la couche de neige filtrant la lumière). De même, les variations de température devraient être tamponnées (température constante et proche de 0°C) une fois le capteur recouvert par la neige. Il sera nécessaire d'étalonner ce procédé et de répartir les capteurs à des intervalles plus ou moins proches le long de la tige pour obtenir une mesure précise de la hauteur de neige. Ces capteurs sont en effet capables de relever la température et la luminosité en continu.

1.2 Mieux comprendre l'impact des conditions hivernales sur l'hibernation

Nous avons démontré l'existence de fortes contraintes hivernales sur la survie et la reproduction des marmottes ; cependant il est difficile de savoir avec précision comment se passe l'hibernation au fond du terrier pendant l'hiver. L'installation de capteurs (HOBO) de même type que ceux évoqués dans le paragraphe précédent mais cette fois à l'entrée des terriers (1m de profondeur) a permis d'enregistrer les variations des températures au sol pendant l'hiver 2011 (voir Figure 13 capteur en appendice du papier « Ecology »). Cette information est critique pour connaître la variabilité annuelle, mais aussi interannuelle, de la température du terrier, sous des hauteurs de neige variables et des hivers plus ou moins rigoureux. A terme, connaître en détail les dépenses énergétiques ou les pics d'activités des marmottes pendant l'hibernation (via le même type de capteur adapté aux animaux) complèterait efficacement cette approche. Ces deux données couplées permettraient d'étudier les relations entre température de l'air et épaisseur de neige, entre température du terrier et température corporelle des marmottes hibernantes, et il serait possible de déterminer à partir de quelle température extérieure et quelle hauteur de neige le bilan énergétique de l'hibernation serait critique pour les marmottes alpines. Ces informations sont précieuses pour pousser plus avant l'étude de la dynamique de la population de marmottes alpines (voir Figure 13 capteur en appendice de l'article « Ecology »).

Les dernières données manquantes sont les dates exactes d'entrée et de sortie d'hibernation, et le poids des marmottes à ces deux dates. En effet, pendant cette thèse nous avons utilisé le poids moyen des animaux en milieu de saison. Cependant, nous avons établi une relation très forte entre les conditions de printemps (température et précipitations), propices à la croissance de la végétation, et l'augmentation de la masse corporelle des marmottes. N'arrivant sur le terrain que mi-mai et ne pesant les animaux qu'au fur et à mesure des captures tout au long de la saison, il est trop tard pour déterminer avec précision le poids de chaque individu plut tôt dans la saison. Pour connaître plus précisément les coûts relatifs des périodes estivale et hivernale en termes de dépense énergétique chez les marmottes, l'accès à cette information est primordial. Les commentaires des referees concernant l'Article 1 l'ont démontré en demandant l'accès au mécanisme de perte de poids des animaux en fin d'hiver quand celui-ci est rigoureux. Cette information est difficile à obtenir dans notre cas car le site d'étude est très difficilement accessible en début de saison

(début avril). La zone d'étude est située dans un couloir d'avalanche, et est encore fortement enneigée à cette période. Les rares expéditions menées pour être sur place au plus proche de l'émergence des animaux ont été effectuées en raquettes depuis la vallée. Monter en raquettes pose des problèmes logistiques évidents, outre la dangerosité du site, notamment pour l'acheminement du matériel (cages d'au moins 1.5kg chacune). La solution la plus adaptée serait l'utilisation de balances automatiques associées à des pièges photo, placés à l'entrée des terriers. La présence d'une personne sur le terrain sera tout de même à envisager dans ce cas pour déneiger les dispositifs à l'émergence des animaux, mais aussi en post-traitement des données puisque chaque passage des animaux (ou autre) sera enregistré de manière plus ou moins lisible par ce type d'équipement.

REFERENCES

- Agresti, A. (2002). *Categorical data analysis*. 2nd edition. John Wiley & Sons, Hoboken, New Jersey.
- Ahola, M.P., Laaksonen, T., Eeva, T. & Lehikoinen, E. (2009). Great tits lay increasingly smaller clutches than selected for: a study of climate- and density-related changes in reproductive traits. *Journal of Animal Ecology*, 78, 1298–1306.
- Albon, S.D., Clutton-Brock, T.H. & Guinness, F.E. (1987). Early development and population dynamics in red deer. II. Density-independent effects and cohort variation. *Journal of Animal Ecology*, 56, 69–81.
- Allainé, D. (2000). Sociality, mating system and reproductive skew in marmots: evidence and hypotheses. *Behavioural Processes*, 51, 21–34.
- Allainé, D. & Theuriau, F. (2004). Is there an optimal number of helpers in Alpine marmot family groups? *Behavioral Ecology*, 15, 916–924.
- Allainé, D., Graziani, L. & Coulon, J. (1998). Postweaning mass gain in juvenile alpine marmots *Marmota marmota*. *Oecologia*, 113, 370–376.
- Allainé, D., Rodrigue, I., Leberre, M. & Ramousse, R. (1994). Habitat preferences of alpine marmots, *Marmota marmota*. *Canadian Journal of Zoology*, 72, 2193–2198.
- Allee, W.C. (1931). *Animal aggregations, a study in general sociobiology*. University of Chicago Press, Chicago, IL.
- Alo, C.A. & Wang, G. (2008). Potential future changes of the terrestrial ecosystem based on climate projections by eight general circulation models. *Journal of Geophysical Research*, 113.
- Altwegg, R., Roulin, A., Kestenholz, M. & Jenni, L. (2006). Demographic effects of extreme winter weather in the barn owl. *Population Ecology*, 149, 44–51.
- Andersson, M. (1994). *Sexual selection*. Princeton University Press.
- Araujo, M.B., Cabezza, M., Thuiller, W., Hannah, L. & Williams, P.H. (2004). Would climate change drive species out of reserves? An assessment of existing reserve-selection methods. *Global Change Biology*, 10, 1618–1626.
- Armitage, K.B. (1987). Social dynamics of mammals: Reproductive success, kinship and individual fitness. *Trends in Ecology and Evolution*, 2, 279–284.
- Armitage, K.B. (1999). Evolution of Sociality in Marmots. *Journal of Mammalogy*, 80, 1–10.

- Armitage, K.B. (2003). Marmots (*Marmota monax* and allies). In: *Wild mammals of north america: biology, management and conservation* (eds. Feldhamer, G., Thompson, B. & Chapman, J.). The John Hopkins Univ. press, pp. 188–210.
- Armitage, K.B. & Blumstein, D.T. (2002). Body-mass diversity in marmots. In: *Holarctic Marmots as a Factor of Biodiversity* (eds. Armitage, K.B. & Rumiantsev, V.Y.). ABF PH, Moscow, pp. 22–40.
- Armitage, K.B., Blumstein, D.T. & Woods, B.C. (2003). Energetics of hibernating yellow-bellied marmots (*Marmota flaviventris*). *Comparative Biochemistry and Physiology. Part A, Molecular & Integrative Physiology*, 134, 101–114.
- Armitage, K.B., Downhower, J. & Svendsen, G. (1976). Seasonal changes in weights of marmots. *American Midland Naturalist*, 96, 36–51.
- Armitage, K.B., Salsbury, C., Barthelmess, E., Gray, R. & Kovach, A. (1996). Population time budget for the yellow-bellied marmot. *Ethology Ecology and Evolution*, 8, 67–95.
- Arnold, W. (1988). Social thermoregulation during hibernation in alpine marmots (*Marmota marmota*). *Journal of Comparative Physiology. B, Biochemical, Systemic and Environmental Physiology*, 158, 151–156.
- Arnold, W. (1990). The evolution of marmot sociality: II. Costs and benefits of joint hibernation. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 27, 239–246.
- Arnold, W. (1993). Social evolution in marmots and the adaptative value of joint hibernation. *Verhandlungen der Deutschen Zoologischen Gesellschaft*, 86, 79–93.
- Arnold, W. & Dittami, J. (1997). Reproductive suppression in male alpine marmots. *Animal Behaviour*, 53, 53–66.
- Arnold, W. & Lichtenstein, A. (1993). Ectoparasite loads decrease the fitness of Alpine marmots (*Marmota marmota*) but are not a cost of sociality. *Behavioral Ecology*, 4, 36–39.
- Arnold, W., Heldmaier, G., Ortmann, S. & Pohl, H. (1991). Ambient temperatures in Hibernacula and their energetic consequences for alpine marmots (*Marmota marmota*). *Journal of Thermal Biology*, 16, 223–226.
- Arnold, W., Ruf, T., Frey-Roos, F. & Bruns, U. (2011). Diet-Independent Remodeling of Cellular Membranes Precedes Seasonally Changing Body Temperature in a Hibernator. *PLoS ONE*, 6.
- Aublet, J.-F., Festa-Bianchet, M., Bergero, D. & Bassano, B. (2009). Temperature constraints on foraging behaviour of male Alpine ibex (*Capra ibex*) in summer. *Oecologia*, 159, 237–247.
- Bagnouls, F. & Gaussen, H. (1953). Saison sèche et indice xérothermique. *Bulletin de la Société d'Histoire Naturelle de Toulouse*, 88, 193–239.
- Barash, D.P. (1973). The social biology of the Olympic marmot. *Animal Behaviour Monographs*, 6, 171–249.

- Barash, D.P. (1974). The evolution of marmot societies: a general theory. *Science*, 185, 415–420.
- Barash, D.P. (1975). Evolutionary aspects of parental behavior: distraction behavior of the Alpine Accentor. *The Wilson Bulletin*, 87, 367–373.
- Barbraud, C., Rivalan, P., Inchausti, P., Nevoux, M., Rolland, V. & Weimerskirch, H. (2011). Contrasted demographic responses facing future climate change in Southern Ocean seabirds. *The Journal of Animal Ecology*, 80, 89–100.
- Barnes, B.M. (1984). Influence of energy stores on activation of reproductive function in male golden-mantled ground squirrels. *Journal of Comparative Physiology. B*, 154, 421–425.
- Barnosky, A.D., Matzke, N., Tomiya, S., Wogan, G.O.U., Swartz, B., Quental, T.B., et al. (2011). Has the Earth's sixth mass extinction already arrived? *Nature*, 471, 51–57.
- Beilhe, F., Carcaillet, C. & Chauchard, S. (2009). Élévation de la limite supérieure du sapin pectiné. *Trav. sci. Parc natl. Vanoise*, 24, 45–56.
- Bel, M.C., Coulon, J., Sreng, L., Allaine, D., Bagnères, A.G., Clement, J.L., et al. (1999). Social signals involved in scent-marking behavior by cheek-rubbing in alpine marmots (*Marmota marmota*). *Journal of Chemical Ecology*, 25, 2267–2283.
- Bell, R.H.V. (1971). A grazing ecosystem in the Serengeti. *Scientific American*, 225, 86–93.
- Bellard, C., Bertelsmeier, C., Leadley, P., Thuiller, W. & Courchamp, F. (2012). Impacts of climate change on the future of biodiversity. *Ecology Letters*, 15, 365–377.
- Beniston, M. (2010). Climate change and its impacts: growing stress factors for human societies. *International Review of the Red Cross*, 92, 557–568.
- Beniston, M., Keller, F., Koffi, B. & Goyette, S. (2003). Estimates of snow accumulation and volume in the Swiss Alps under changing climatic conditions. *Theoretical and Applied Climatology*, 76, 125–140.
- Beniston, M., Uhlmann, B., Goyette, S. & Lopez-Moreno, J.I. (2011). Will snow-abundant winters still exist in the Swiss Alps in an enhanced greenhouse climate? *International Journal of Climatology*, 31, 1257–1263.
- Berman, M., Gaillard, J.-M. & Weimerskirch, H. (2009). Contrasted patterns of age-specific reproduction in long-lived seabirds. *Proceedings. Biological Sciences / The Royal Society*, 276, 375–382.
- Berteaux, D., Réale, D., McAdam, A.G. & Boutin, S. (2004). Keeping pace with fast climate change: can arctic life count on evolution? *Integrative and Comparative Biology*, 44, 140–151.
- Berteaux, D., Humphries, M.M., Krebs, C.J., Lima, M., Mcadam, A.G., Pettorelli, N., et al. (2006). Constraints to projecting the effects of climate change on mammals. *Climate Research*, 32, 151–158.

- Bérubé, C.H., Festa-Bianchet, M. & Jorgenson, J.T. (1999). Individual differences, longevity, and reproductive senescence in bighorn ewes. *Ecology*, 80, 2555–2565.
- Bibikow, D. (1968). *Die Murmeltiere*. Die neue Brehm Bücherei, Ziemsen Wittenberg Lutherstadt, Stuttgart.
- Bilodeau, F., Gauthier, G. & Berteaux, D. (2013). The effect of snow cover on lemming population cycles in the Canadian High Arctic. *Oecologia*, *in press*.
- Blumstein, D.T. & Møller, a P. (2008). Is sociality associated with high longevity in North American birds? *Biology Letters*, 4, 146–148.
- Bonduriansky, R., Maklakov, a., Zajitschek, F. & Brooks, R. (2008). Sexual selection, sexual conflict and the evolution of ageing and life span. *Functional Ecology*, 22, 443–453.
- Bonenfant, C., Gaillard, J-M., Coulson, T., Festa-Bianchet, M., Loison, A., Garel, M., et al. (2009). Empirical evidence of density dependence in populations of large herbivores. *Advances in Ecological Research*, 41, 314–345.
- Boonstra, R. & Krebs, C.J. (2006). Population limitation of the northern red-backed vole in the boreal forests of northern Canada. *The Journal of Animal Ecology*, 75, 1269–1284.
- Borrego, N., Ozgul, A., Armitage, K.B., Blumstein, D.T. & Oli, M.K. (2008). Spatiotemporal variation in survival of male yellow-bellied marmots. *Journal of Mammalogy*, 89, 365–373.
- Boswell, T., Woods, S. & Kenagy, G. (1994). Seasonal changes in body mass, insulin, and glucocorticoids of free-living golden-mantled ground squirrels. *General and Comparative Endocrinology*, 96, 339–346.
- Bourgoin, G., Garel, M., Blanchard, P., Dubray, D., Maillard, D. & Gaillard, J.-M. (2011). Daily responses of mouflon (*Ovis gmelini musimon* × *Ovis* sp.) activity to summer climatic conditions. *Canadian Journal of Zoology*, 89, 765–773.
- Bowen, W.D. & Mcmillan, J.I. (2006). Reproductive performance in grey seals: age-related improvement and senescence in a capital breeder. *Journal of Animal Ecology*, 75, 1340–1351.
- Boyce, M.S., Haridas, C.V. & Lee, C.T. (2006). Demography in an increasingly variable world. *Trends in Ecology and Evolution*, 21, 141–148.
- Bradshaw, W.E. & Holzapfel, C.M. (2006). Climate change. Evolutionary response to rapid climate change. *Science*, 312, 1477–1478.
- Broström, G. & Holmberg, H. (2011). glmmML: Generalized linear models with clustering. *R package version 0.81-8*.
- Burnham, K.P. & Anderson, D.R. (2002). *Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach*. Springer, New-York, USA.

- Burnham, K.P., Anderson, D.R., White, G.C., Brownie, C. & Pollock, K.H. (1987). *Design and Analysis Methods for Fish Survival Experiments Based on Release-Recapture*. American Fisheries Society Monograph.
- Canale, C. & Henry, P. (2010). Adaptive phenotypic plasticity and resilience of vertebrates to increasing climatic unpredictability. *Climate Research*, 43, 135–147.
- Caswell, H. (2001). *Matrix population models: construction, analysis and interpretation*. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts, USA.
- Caughley, G. (1966). Mortality patterns in mammals. *Ecology*, 47, 906–918.
- Chapin, F.S., Zavaleta, E.S., Eviner, V.T., Naylor, R.L., Vitousek, P.M., Reynolds, H.L., et al. (2000). Consequences of changing biodiversity. *Nature*, 405, 234–242.
- Charmantier, A., McCleery, R.H., Cole, L.R., Perrins, C., Kruuk, L.E.B. & Sheldon, B.C. (2008). Adaptive phenotypic plasticity in response to climate change in a wild bird population. *Science*, 320, 800–803.
- Choquet, R., Reboulet, A.M., Lebreton, J.D., Gimenez, O., Pradel, R. (2005a). *U-CARE 2.2 user's manual*. CEFÉ, Montpellier, France.
- Choquet, R., Reboulet, A.M., Pradel, R., Gimenez, O., Lebreton, J.D. (2005b). *M-SURGE 1.7 user's manual*. CEFÉ, Montpellier, France.
- Clarke, J.A. & Johnson, R.E. (1992) The influence of spring snow depth on white-tailed ptarmigan breeding success in the Sierra Nevada. *The Condor*, 94, 622–627.
- Clutton-Brock, T.H. (1991). *The evolution of parental care*. Princeton University Press, Princeton, USA.
- Clutton-Brock, T.H. (2001). *Sociality and population dynamics*. Ed.: M.C. Press et al., Ecology: Achievement and Challenge, Blackwell, pp. 47–66.
- Clutton-Brock, T.H. & Coulson, T. (2002). Comparative ungulate dynamics: the devil is in the detail. *Philosophical transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological sciences*, 357, 1285–1298.
- Clutton-Brock, T.H. & Isvaran, K. (2007). Sex differences in ageing in natural populations of vertebrates. *Proceedings. Biological Sciences / The Royal Society*, 274, 3097–3104.
- Clutton-Brock, T.H., Albon, S. & Guinness, F. (1989). Fitness costs of gestation and lactation in wild mammals. *Nature*, 337, 260–262.
- Clutton-Brock, T.H., Price, O.F., Albon, S.D. & Jewell, P.A. (1991). Persistent instability and population regulation in Soay sheep. *Journal of Animal Ecology*, 60, 593–605.
- Cody, M.L. (1966). A general theory of clutch size. *Evolution*, 20, 174–184.
- Cohas, A., Yoccoz, N.G. & Allainé, D. (2007a). Extra-pair paternity in alpine marmots, *Marmota marmota*: genetic quality and genetic diversity effects. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 61, 1081–1092.

- Cohas, A., Bonenfant, C., Gaillard, J.-M. & Allainé, D. (2007b). Are extra-pair young better than within-pair young? A comparison of survival and dominance in alpine marmot. *Journal of Animal Ecology*, 76, 771–781.
- Cohas, a., Yoccoz, N.G., Silva, A., Goossens, B. & Allainé, D. (2006). Extra-pair paternity in the monogamous alpine marmot (*Marmota marmota*): the roles of social setting and female mate choice. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 59, 597–605.
- Coulson, J.C. & Fairweather, J.A. (2001). Reduced reproductive performance prior to death in the Black-legged kittiwake: senescence or terminal illness? *Journal of Avian Biology*, 32, 146–152.
- Coulson, T., Milner-Gulland, E.J. & Clutton-Brock, T. (2000). The relative roles of density and climatic variation on population dynamics and fecundity rates in three contrasting ungulate species. *Proceedings. Biological sciences / The Royal Society*, 267, 1771–1779.
- Coulson, T., Catchpole, E.A., Albon, S.D., Morgan, B.J., Pemberton, J.M., Clutton-Brock, T.H., et al. (2001). Age, sex, density, winter weather, and population crashes in Soay sheep. *Science*, 292, 1528–1531.
- Council, N.I. (2012). *Global trends 2030: ALTERNATIVE worlds*.
- Couturier, M.A.J. (1962). *Le bouquetin des Alpes, (Capra aegagrus ibex ibex L.)*. Arthaud, Grenoble.
- D'Eon, R.G. (2001). Using snow-track surveys to determine deer winter distribution and habitat. *Wildlife Society Bulletin*, 29, 879–887.
- Daufresne, M., Lengfellner, K. & Sommer, U. (2009). Global warming benefits the small in aquatic ecosystems. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 106, 12788–12793.
- Dean, R., Cornwallis, C., Lovlie, H., Worley, K., Richardson, D. & Pizzari, T. (2010). Male reproductive senescence causes potential for sexual conflict over mating. *Current Biology*, 20, 1192–1196.
- Derocher, A. & Stirling, I. (1994). Age-specific reproductive performance of female polar bears (*Ursus maritimus*). *Journal of Zoology*, 234, 527–536.
- Descamps, S., Boutin, S., Berteaux, D. & Gaillard, J.-M. (2007). Female red squirrels fit Williams' hypothesis of increasing reproductive effort with increasing age. *The Journal of Animal Ecology*, 76, 1192–1201.
- Devictor, V., Julliard, R., Couvet, D. & Jiguet, F. (2008). Birds are tracking climate warming, but not fast enough. *Proceedings. Biological sciences / The Royal Society*, 275, 2743–2748.
- Devictor, V., Van Swaay, C., Brereton, T., Brotons, L., Chamberlain, D., Heliölä, J., et al. (2012). Differences in the climatic debts of birds and butterflies at a continental scale. *Nature Climate Change*, 2, 121–124.

- Diggle, P.J. (2002). *Analysis of longitudinal data*. Oxford University Press, Oxford, UK.
- Diggle, P.J., Heagerty, P.J. & Zeger, S.L. (2002). *Analysis of Longitudinal Data*. 2nd ed.
- Durand, Y., Laternser, M., Giraud, G., Etchevers, P., Lesaffre, B. & Mérindol, L. (2009). Reanalysis of 44 Yr of Climate in the French Alps (1958–2002): Methodology, Model Validation, Climatology, and Trends for Air Temperature and Precipitation. *Journal of Applied Meteorology and Climatology*, 48, 429–449.
- Farand, É., Allainé, D. & Coulon, J. (2002). Variation in survival rates for the alpine marmot (*Marmota marmota*): effects of sex, age, year, and climatic factors. *Canadian Journal of Zoology*, 80, 342–349.
- Fisher, R.A. (1930). *The genetical theory of natural selection*. Clarendon Press, Oxford, England.
- Forchhammer, M.C., Clutton-brock, T.H., Lindström, J. & Albon, S.D. (2001). Climate and population density induce long-term cohort variation in a northern ungulate. *Journal of Animal Ecology*, 70, 721–729.
- Forchhammer, M.C., Post, E., Chr, N. & Boertmann, D.M. (2002). Long-term responses in arctic ungulate dynamics to changes in climatic and trophic processes. *Population Ecology*, 44, 113–120.
- Frey-roos, F. (1998). *Geschlechtsspezifisches Abwanderungsmuster beim Alpenmurmeltier (Marmota marmota)*.
- Fritts, H. (1976). *Tree rings and climate change*. Academic press, London.
- Gaillard, J.-M. & Bonenfant, C. (2008). Vertebrate ageing: An evolutionary process with a genetic basis? *Current biology*, 18, 130–131.
- Gaillard, J.-M. & Yoccoz, N.G. (2003). Temporal variation in survival of mammals: a case of environmental canalization? *Ecology*, 84, 3294–3306.
- Gaillard, J.-M., Festa-bianchet, M. & Yoccoz, N.G. (1998). Population dynamics of large herbivores: variable recruitment with constant adult survival. *Trends in Ecology and Evolution*, 13, 58–63.
- Gaillard, J.-M., Loison, A., Festa-Bianchet, M. & Yoccoz, N. (2003). Ecological correlates of life span in populations of large herbivorous mammals. In: *Life span: evolutionary, ecological and demographic perspectives* (eds. Carey, J. & Tuljapurkar, S.). Population council, pp. 39–56.
- Gaillard, J.-M., Festa-bianchet, M., Yoccoz, N.G., Loison, A. & Toïgo, C. (2000). Components and population dynamics of large herbivores. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 31, 367–393.
- Gaillard, J.-M., Boutin, J.-M., Delorme, D., Van Laere, G., Duncan, P. & Lebreton, J.-D. (1997). Early survival in roe deer : causes and consequences of cohort variation in two contrasted populations. *Oecologia*, 112, 502–513.

- Gaillard, J.-M., Pontier, D., Allainé, D., Lebreton, J.D., Trouvilliez, J. & Clobert, J. (1989). An analysis of demographic tactics in birds and mammals. *Oikos*, 56, 59–76.
- Gaillard, J.-M., Hewison, M., Klein, F., Plard, F., Douhard, M., Davison, R., et al. (2013). How does climate change influence demographic processes of widespread species? Lessons from the comparative analysis of contrasted populations of roe deer. *Ecology Letters*, In press.
- Galbreath, K.E., Hafner, D.J. & Zamudio, K.R. (2009). When cold is better: climate-driven elevation shifts yield complex patterns of diversification and demography in an alpine specialist (American pika, *Ochotona princeps*). *Evolution*, 63, 2848–2863.
- Galimberti, F., Sanvito, S., Braschi, C. & Boitani, L. (2007). The cost of success: reproductive effort in male southern elephant seals (*Mirounga leonina*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 62, 159–171.
- Garel, M., Loison, A. & Gaillard, J.-M. (2004). The effects of a severe drought on mouflon lamb survival. *Proceedings. Biological Sciences / The Royal Society*, 271, 471–473.
- Garel, M., Solberg, E.J., Saether, B.-E., Herfindal, I. & Høgda, K.-A. (2006). The length of growing season and adult sex ratio affect sexual size dimorphism in moose. *Ecology*, 87, 745–758.
- Garel, M., Loison, A., Jullien, J., Dubray, D., Maillard, D. & Gaillard, J. (2009). Sex-specific growth in Alpine chamois. *Journal of Mammalogy*, 90, 954–960.
- Garel, M., Gaillard, J.-M., Jullien, J.-M., Dubray, D., Maillard, D. & Loison, A. (2011). Population abundance and early spring conditions determine variation in body mass of juvenile chamois. *Journal of Mammalogy*, 92, 1112–1117.
- Geist, V. (1974). On the relationship of social evolution and ecology in ungulates. *American Zoology*, 14, 205–220.
- GIEC. (2007). *Bilan 2007 des changements climatiques : Rapport de synthèse. Contribution des groupes de travail I, II et III au quatrième rapport d'évaluation.*
- Gienapp, P., Teplitsky, J., Alho, S. A., Mills, J. A. & Merila, J. (2008). Climate change and evolution : disentangling environmental and genetic responses. *Molecular Ecology*, 17, 167–178.
- Gilg, O., Sittler, B. & Hanski, I. (2009). Climate change and cyclic predator-prey population dynamics in the high Arctic. *Global Change Biology*, 15, 2634–2652.
- Gilman, S.E., Urban, M.C., Tewksbury, J., Gilchrist, G.W. & Holt, R.D. (2010). A framework for community interactions under climate change. *Trends in Ecology and Evolution*, 25, 325–331.
- Ginnett, T.F. & Young, E.L.B. (2000). Stochastic Recruitment in White-Tailed Deer along an Environmental Gradient. *Journal of Wildlife Management*, 64, 713–720.

- Goossens, B., Graziani, L., Waits, L., Farand, E., Magnolon, S., Coulon, J., et al. (1998). Extra-pair paternity in the monogamous Alpine marmot revealed by nuclear DNA microsatellite analysis. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 43, 281–288.
- Grignolio, S., Rossi, I., Bassano, B., Parrini, F. & Apollonio, M. (2004). Seasonal variations of spatial behaviour in female Alpine ibex (*Capra ibex ibex*) in relation to climatic conditions and age. *Ethology, Ecology and Evolution*, 16, 255–264.
- Grimm, V., Dorndorf, N., Frey-roos, F., Wissel, C., Wyszomirski, T. & Arnold, W. (2003). Modelling the role of social behavior in the persistence of the alpine marmot *Marmota marmota*. *Oikos*, 1, 124–136.
- Grosbois, V., Gimenez, O., Gaillard, J.M., Pradel, R., Barbraud, C., Clobert, J., et al. (2008). Assessing the impact of climate variation on survival in vertebrate populations. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society*, 83, 357–399.
- Grøtan, V., Saether, B.-E., Filli, F. & Engen, S. (2008). Effects of climate on population fluctuations of ibex. *Global Change Biology*, 14, 218–228.
- Guisan, A. & Thuiller, W. (2005). Predicting species distribution: offering more than simple habitat models. *Ecology Letters*, 8, 993–1009.
- Hacklander, K., Mostl, E. & Arnold, W. (2003). Reproductive suppression in female Alpine marmots, *Marmota marmota*. *Animal Behaviour*, 65, 1133–1140.
- Halekoh, U., Højsgaard, S. & Yan, J. (2006). The package geepack for generalized estimating equations. *Journal of Statistical Software*, 15, 2.
- Hallett, T.B., Coulson, T., Pilkington, J.G., Clutton-brock, T.H., Pemberton, J.M. & Grenfell, B.T. (2004). Why large-scale climate indices seem to predict ecological processes better than local weather. *Nature*, 430, 71–75.
- Hamel, S., Côté, S.D. & Festa-Bianchet, M. (2010). Maternal characteristics and environment affect the costs of reproduction in female mountain goats. *Ecology*, 91, 2034–2043.
- Hamel, S., Côté, S.D., Gaillard, J.-M. & Festa-bianchet, M. (2009). Individual variation in reproductive costs of reproduction : high-quality females always do better. *Journal of Animal Ecology*, 78, 143–151.
- Hamilton, W. (1966). The moulding of senescence by natural selection. *Journal of Theoretical Biology*, 12, 12–45.
- Hannah, L. (2011). Saving a million species: extinction risk from climate change. Island Press.
- Hayward, A.D., Wilson, A.J., Pilkington, J.G., Pemberton, J.M. & Kruuk, L.E.B. (2009). Ageing in a variable habitat: environmental stress affects senescence in parasite resistance in St Kilda Soay sheep. *Proceedings. Biological Sciences / The Royal Society*, 276, 3477–3485.

- Hegel, T.M., Mysterud, A., Ergon, T., Loe, L.E., Huettmann, F. & Stenseth, N.C. (2010) Seasonal effects of Pacific-based climate on recruitment in a predator-limited large herbivore. *Journal of Animal Ecology*, 79, 471–482.
- Helle, T. & Kojola, I. (2008). Demographics in an alpine reindeer herd: effects of density and winter weather. *Ecography*, 31, 221–230.
- Hoffman, C.L., Higham, J.P., Mas-Rivera, A., Ayala, J.E. & Maestriperi, D. (2010). Terminal investment and senescence in rhesus macaques (*Macaca mulatta*) on Cayo Santiago. *Behavioral Ecology: Official Journal of the International Society for Behavioral Ecology*, 21, 972–978.
- Hoffmann, A.A. & Sgrò, C.M. (2011). Climate change and evolutionary adaptation. *Nature*, 470, 479–485.
- Hoset, K.S., Le Galliard, J.-F. & Gundersen, G. (2009) Demographic responses to a mild winter in enclosed vole populations. *Population Ecology*, 51, 279–288.
- Hufnagl, S., Franceschini-Zink, C. & Millesi, E. (2011). Seasonal constraints and reproductive performance in female Common hamsters (*Cricetus cricetus*). *Mammalian Biology - Zeitschrift für Säugetierkunde*, 76, 124–128.
- Hulme, P.E. (2005). Adapting to climate change: is there scope for ecological management in the face of a global threat? *Journal of Applied Ecology*, 42, 784–794.
- Humphries, M.M., Thomas, D.W. & Kramer, D.L. (2003). The role of energy availability in Mammalian hibernation: a cost-benefit approach. *Physiological and Biochemical Zoology*, 76, 165–179.
- Humphries, M.M., Thomas, D.W. & Speakman, J.R. (2002). Climate-mediated energetic constraints on the distribution of hibernating mammals. *Nature*, 418, 313–316.
- Humphries, M.M., Umbanhowar, J. & McCann, K.S. (2004). Bioenergetic prediction of climate change impacts on northern mammals. *Integrative and Comparative Biology*, 44, 152–162.
- Hunter, C.M., Caswell, H., Runge, M.C., Regehr, E. V, Amstrup, S.C. & Stirling, I. (2010). Climate change threatens polar bear populations: a stochastic demographic analysis. *Ecology*, 91, 2883–2897.
- Hurlbert, S. (1984). Pseudoreplication and the design of ecological field experiments. *Ecological Monographs*, 54, 187–211.
- Hurrell, J.W. (1995). Decadal trends in the North-Atlantic Oscillation - Regional temperatures and precipitations. *Science*, 269, 676–679.
- Inouye, D.W., Barr, B., Armitage, K.B. & Inouye, B.D. (2000). Climate change is affecting altitudinal migrants and hibernating species. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 97, 1630–1633.

- Jacobson, A.R., Provenzale, A., Von Hardenberg, A., Bassano, B. & Festa-Bianchet, M. (2004). Climate forcing and density dependence in a mountain ungulate population. *Ecology*, 85, 1598–1610.
- Jarman, P.J. (1974). The social organization of antelope in relation to their ecology. *Behaviour*, 48, 215–266.
- Jenouvrier, S., Caswell, H., Barbraud, C., Holland, M., Stroeve, J. & Weimerskirch, H. (2009). Demographic models and IPCC climate projections predict the decline of an emperor penguin population. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 106, 1844–1847.
- Johnson, J.B. & Omland, K.S. (2004). Model selection in ecology and evolution. *Trends in Ecology and Evolution*, 19, 101–108.
- Johnston, K.M., Freund, K.A. & Schmitz, O.J. (2012). Projected range shifting by montane mammals under climate change: implications for Cascadia's National Parks. *Ecosphere*, 3, 1–51.
- Jones, O.R., Gaillard, J.-M., Tuljapurkar, S., Alho, J.S., Armitage, K.B., Becker, P.H., et al. (2008). Senescence rates are determined by ranking on the fast-slow life-history continuum. *Ecology Letters*, 11, 664–673.
- Jonas, T., Geiger, F. & Jenny, H. (2008). Mortality pattern of the Alpine chamois: the influence of snow-meteorological factors. *Annals of Glaciology*, 49, 56–62.
- Kager, T. & Fietz, J., (2009). Food availability in spring influences reproductive output in the seed-preying edible dormouse (*Glis glis*). *Canadian Journal of Zoology*. 87, 555–565.
- Kausrud, K.L., Mysterud, A., Steen, H., Vik, J.O., Østbye, E., Cazelles, B., et al. (2008). Linking climate change to lemming cycles. *Nature*, 456, 93–97.
- Klein, D.R. (1965). Ecology of Deer Range in Alaska. *Ecological Monographs*, 35, 259–284.
- Kneip, É., Van Vuren, D.H., Hostetler, J. a. & Oli, M.K. (2011). Influence of population density and climate on the demography of subalpine golden-mantled ground squirrels. *Journal of Mammalogy*, 92, 367–377.
- Koh, L.P., Dunn, R.R., Sodhi, N.S., Colwell, R.K., Proctor, H.C. & Smith, V.S. (2004). Species coextinctions and the biodiversity crisis. *Science*, 305, 1632–1634.
- Korslund, L. & Steen, H. (2006). Small rodent winter survival: snow conditions limit access to food resources. *Journal of Animal Ecology*, 75, 156–166.
- Kortner, G. & Heldmaier, G. (1995). Body weight cycles and energy balance in the alpine marmot (*Marmota marmota*). *Physiological Zoology*, 68, 149–163.
- La Sorte, F. a & Jetz, W. (2010). Projected range contractions of montane biodiversity under global warming. *Proceedings. Biological sciences / The Royal Society*, 277, 3401–3410.

- Lane, J.E., Kruuk, E.B., Charmantier, A., Murie, J.O. & Dobson, F.S., (2012). Delayed phenology and reduced fitness associated with climate change in a wild hibernator. *Nature*, 489, 554-557.
- Langvatn, R., Albon, S.D., Burkey, T. & Clutton-Brock, T.H. (1996). Climate, plant phenology and variation in age of first reproduction in a temperate herbivore. *Journal of Animal Ecology*, 65, 653–670.
- Lardy, S. (2012). Evolutionary consequences of intra-sexual competition in social species: The example of the Alpine marmot *Marmota marmota*. *PhD thesis, Department of Evolutionary Ecology, University of Lyon, Villeurbanne, France*.
- Lardy, S., Cohas, A., Figueroa, I. & Allainé, D. (2011). Mate change in a socially monogamous mammal: evidences support the “forced divorce” hypothesis. *Behavioral Ecology*, 22, 120–125.
- Lardy, S., Cohas, A., Desouhant, E., Tafani, M. & Allainé, D. (2012). Paternity and dominance loss in male breeders: the cost of helpers in a cooperatively breeding mammal. *PloS one*, 7, e29508.
- Largo, E. (2008). Dynamique comparée des populations de bouquetin des alpes (*Capra ibex ibex*) et implications pour le suivi de ces populations. *PhD thesis, Claude Bernard - Lyon 1 University, Villeurbanne, France and Sherbrooke University, Canada*.
- Laternser, M. & Schneebeili, M. (2003). Long term snow climate trends of the Swiss Alps (1931–99). *International Journal of Climatology*, 23, 733–750.
- Lavergne, S., Mouquet, N., Thuiller, W. & Ronce, O. (2010). Biodiversity and Climate Change: Integrating Evolutionary and Ecological Responses of Species and Communities. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, 41, 321–350.
- Lebreton, J.D., Nichols, J.D., Barker, R.J., Pradel, R. & Spendelov, J.A. (2009). Modeling individual animal histories with multistate capture recapture models. *Advances in Ecological Research*, 41, 87–173.
- Lecomte, V.J., Sorci, G., Cornet, S., Jaeger, A., Faivre, B., Arnoux, E., et al. (2010). Patterns of aging in the long-lived wandering albatross. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 107, 6370–6375.
- Lenoir, J., Gégout, J.C., Marquet, P. a, De Ruffray, P. & Brisse, H. (2008). A significant upward shift in plant species optimum elevation during the 20th century. *Science*, 320, 1768–1771.
- Lepetz, V., Massot, M., Schmeller, D.S. & Clobert, J. (2009). Biodiversity monitoring: some proposals to adequately study species’ responses to climate change. *Biodiversity and Conservation*, 18, 3185–3203.
- Levitis, D.A. (2011). Before senescence: the evolutionary demography of ontogenesis. *Proceedings. Biological sciences / The Royal Society*, 278, 801–809.

- Lindström, E.R. & Hörnfeldt, B. (1994). Vole cycles, snow depth and fox predation. *Oikos*, 70, 156-160.
- Loison, A. & Langvatn, R. (1998). Short- and long-term effects of winter and spring weather on growth and survival of red deer in Norway. *Oecologia*, 116, 489–500.
- Loison, A., Langvatn, R. & Solberg, E.J. (1999). Body mass and winter mortality in red deer calves: disentangling sex and climate effects. *Ecography*, 22, 20–30.
- Loison, A., Toïgo, C. & Gaillard, J.-M. (2003) Large herbivores in continental European alpine ecosystems : current status and challenges for the future. *Ecological Studies*, 167, 351-366.
- Maclean, I.M.D. & Wilson, R.J. (2011). Recent ecological responses to climate change support predictions of high extinction risk. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 108, 12337–12342.
- MacNulty, D.R., Smith, D.W., Vucetich, J. a, Mech, L.D., Stahler, D.R. & Packer, C. (2009). Predatory senescence in ageing wolves. *Ecology Letters*, 12, 1347–1356.
- Magnolon, S. (1999). The natal dispersal of alpine marmot (*Marmota marmota*). Pattern and the influence of some proximal factors. *PhD thesis, Tours University, Tours, France*.
- Marchand, P.J. (1987). *Life in the cold: an introduction to winter Ecology*. University press of New England, Hanover.
- Martin, J.G. a & Festa-Bianchet, M. (2011). Age-independent and age-dependent decreases in reproduction of females. *Ecology Letters*, 14, 576–581.
- Martin, K. & Wiebe, K.L. (2004). Coping mechanisms of alpine and arctic breeding birds: extreme weather and limitations to reproductive resilience. *Integrative and Comparative Biology*, 44, 177–185.
- Martínez-Jauregui, M., San Miguel-Ayanz, A., Mysterud, A., Rodríguez-Vigal, C., Clutton-Brock, T., Langvatn, R., et al. (2009). Are local weather, NDVI and NAO consistent determinants of red deer weight across three contrasting European countries? *Global Change Biology*, 15, 1727–1738.
- Mason, T.H.E., Chirichella, R., Richards, S. a, Stephens, P. a, Willis, S.G. & Apollonio, M. (2011). Contrasting life histories in neighbouring populations of a large mammal. *PloS one*, 6, e28002.
- McCain, C.M. & Colwell, R.K. (2011). Assessing the threat to montane biodiversity from discordant shifts in temperature and precipitation in a changing climate. *Ecology Letters*, 14, 1236–1245.
- McNamara, J.M., Houston, A.I., Barta, Z., Scheuerlein, A. & Fromhage, L. (2009). Deterioration, death and the evolution of reproductive restraint in late life. *Proceedings. Biological sciences / The Royal Society*, 276, 4061–4066.

- McWhirter, R. (1991). Effects of reproduction activity and foraging behaviour of adult female columbian ground-squirrels. *Canadian Journal of Zoology*, 69, 2209–2216.
- Medawar, P. (1952). *An unsolved problem of biology*. H.K. Lewis and co, London, UK.
- Merrill, E.H. & Boyce, M.S. (1991). Summer range and elk population dynamics in yellowstone national park. In: *Greater yellowstone ecosystem: redefining americas wilderness heritage* (eds. Keiter, R.B. & Boyce, M.S.). Yale Univ Press, New Haven, pp. 263–273.
- Millar, J. (1977). Adaptive features of mammalian reproduction. *Evolution*, 31, 370–386.
- Møller, A.P. (2011). Behavioral and life history responses to extreme climatic conditions : Studies on a migratory songbird. *Current Zoology*, 57, 351–362.
- Monaghan, P., Charmantier, a., Nussey, D.H. & Ricklefs, R.E. (2008). The evolutionary ecology of senescence. *Functional Ecology*, 22, 371–378.
- Morris, W.F., Pfister, C., Tuljapurkar, S., Haridas, C.V., Boggs, C., Boyce, M.S., et al. (2008). Longevity can buffer plant and animal populations against changing climatic variability. *Ecology*, 89, 19–25.
- Moses, M.R., Frey, J.K. & Roemer, G.W. (2012). Elevated surface temperature depresses survival of banner-tailed kangaroo rats: will climate change cook a desert icon? *Oecologia*, 168, 257–268.
- Moyes, K., Nussey, D.H., Clements, M.N., Guinness, F.E., Morris, A., Morris, S., et al. (2011). Advancing breeding phenology in response to environmental change in a wild red deer population. *Global Change Biology*, 17, 2455–2469.
- Murie, J. & Boag, D. (1984). The relationship of body weight to overwinter survival in columbian ground-squirrels. *Journal of Mammalogy*, 65, 688–690.
- Mysterud, a, Stenseth, N.C., Yoccoz, N.G., Langvatn, R. & Steinheim, G. (2001). Nonlinear effects of large-scale climatic variability on wild and domestic herbivores. *Nature*, 410, 1096–1099.
- Neuhaus, P., Bennett, R. & Hubbs, A. (1999). Effects of a late snowstorm and rain on survival and reproductive success in Columbian ground squirrels (*Spermophilus columbianus*). *Canadian Journal of Zoology*, 77, 879–884.
- Nicholson, A.J. (1933). The balance of animal populations. *Journal of Animal Ecology*, 2, 132–178.
- Nielsen, A., Yoccoz, N. G., Steinheim, G., Storvik, G. O., Rekdal, Y., et al. (2012). Are responses of herbivores to environmental variability spatially consistent in alpine ecosystems ? *Global Change Biology*, 18, 3050–3062.
- Nilsen, E.B., Gaillard, J.-M., Andersen, R., Odden, J., Delorme, D., Van Laere, G., et al. (2009). A slow life in hell or a fast life in heaven: demographic analyses of contrasting roe deer populations. *The Journal of Animal Ecology*, 78, 585–594.

- Novoa, C., Besnard, A., Brenot, J.F. & Ellison, L.N. (2008). Effect of weather on the reproductive rate of Rock Ptarmigan *Lagopus muta* in the eastern Pyrenees. *Ibis*, 150, 270–278.
- Nussey, D.H., Clutton-brock, T.H., Albon, S.D., Pemberton, J. & Kruuk, L.E.B. (2005). Constraints on plastic responses to climate variation in red deer. *Biology Letters*, 1, 457–460.
- Nussey, D.H., Kruuk, L., Morris, A., Clements, M., Pemberton, J. & Clutton-Brock, T. (2009). Inter- and intrasexual variation in aging patterns across reproductive traits in a wild red deer population. *American Naturalist*, 174, 342–357.
- Nussey, D.H., Metherell, B., Moyes, K., Donald, A., Guinness, F. & Clutton-Brock, T. (2007). The relationship between tooth wear, habitat quality and late-life reproduction in a wild red deer population. *Journal of Animal Ecology*, 76, 402–412.
- Nussey, D.H., Coulson, T., Delorme, D., Clutton-Brock, T.H., Pemberton, J.M., Festa-Bianchet, M., et al. (2011). Patterns of body mass senescence and selective disappearance differ among three species of free-living ungulates. *Ecology*, 92, 1936–1947.
- Oli, M.K. & Armitage, K.B. (2004). Yellow-bellied marmot population dynamics : demographic mechanisms of growth and decline. *Ecology*, 85, 2446–2455.
- Owens, I. & Bennett, P. (2002). *Evolutionary ecology of birds : Life histories, mating systems, and extinction*. Oxford Series in Ecology and Evolution, Oxford Univ. press.
- Ozgul, A., Armitage, K.B., Blumstein, D.T. & Oli, M.K. (2006). Spatiotemporal variation in survival rates: implications for population dynamics of yellow-bellied marmots. *Ecology*, 87, 1027–1037.
- Ozgul, A., Oli, M.K., Olson, L.E., Blumstein, D.T. & Armitage, K.B. (2007). Spatiotemporal variation in reproductive parameters of yellow-bellied marmots. *Oecologia*, 154, 95–106.
- Ozgul, A., Tuljapurkar, S., Benton, T.G., Pemberton, J.M., Clutton-Brock, T.H. & Coulson, T. (2009). The dynamics of phenotypic change and the shrinking sheep of St. Kilda. *Science*, 325, 464–467.
- Ozgul, A., Childs, D.Z., Oli, M.K., Armitage, K.B., Blumstein, D.T., Olson, L.E., et al. (2010). Coupled dynamics of body mass and population growth in response to environmental change. *Nature*, 466, 482–485.
- Parmesan, C. (2006). Ecological and evolutionary responses to recent climate change. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, 37, 637–669.
- Patterson, B.R. & Power, V.A. (2002). Contributions of forage competition, harvest, and climate fluctuation to changes in population growth of northern white-tailed deer. *Oecologia*, 130, 62–71.

- Pelletier, F., Moyes, K., Clutton-Brock, T.H. & Coulson, T. (2012). Decomposing variation in population growth into contributions from environment and phenotypes in an age-structured population. *Proceedings. Biological sciences / The Royal Society*, 279, 394–401.
- Perrin, C., Allainé, D. & Le Berre, M. (1993). Socio-spatial organization and activity distribution of the Alpine marmot *Marmota marmota*: preliminary results. *Ethology*, 93, 21–30.
- Pettorelli, N., Mysterud, A., Yoccoz, N.G., Langvatn, R. & Stenseth, N.C. (2005a). Importance of climatological downscaling and plant phenology for red deer in heterogeneous landscapes. *Proceedings. Biological Sciences / The Royal Society*, 272, 2357–2364.
- Pettorelli, N., Pelletier, F., Hardenberg, A. Von, Festa-Bianchet, M. & Côté, S.D. (2007). Early onset of vegetation growth vs. rapid green-up: impacts on juvenile mountain ungulates. *Ecology*, 88, 381–390.
- Pettorelli, N., Vik, J.O., Mysterud, A., Gaillard, J.-M., Tucker, C.J. & Stenseth, N.C. (2005b). Using the satellite-derived NDVI to assess ecological responses to environmental change. *Trends in Ecology and Evolution*, 20, 503–510.
- Pettorelli, N., Weladji, R.B., Holand, O., Mysterud, A., Breie, H. & Stenseth, N.C. (2005c). The relative role of winter and spring conditions: linking climate and landscape-scale plant phenology to alpine reindeer body mass. *Biology Letters*, 1, 24–26.
- Pettorelli, N., Gaillard, J.-M., Mysterud, A., Duncan, P., Stenseth, N.C., Delorme, D., et al. (2006). Using a proxy of plant productivity (NDVI) to find key periods for animal performance : the case of roe deer. *Oikos*, 112, 565–572.
- Pettorelli, N., Gaillard, J.-M., Van Laere, G., Duncan, P., Kjellander, P., Liberg, O., et al. (2002). Variations in adult body mass in roe deer: the effects of population density at birth and of habitat quality. *Proceedings. Biological Sciences / The Royal Society*, 269, 747–753.
- Portier, C., Festa-Bianchet, M., Gaillard, J.M., Jorgenson, J.T. & Yoccoz, N.G. (1998). Effects of density and weather on survival of bighorn sheep lambs (*Ovis canadensis*). *Journal of Zoology*, 245, 271–278.
- Post, E. & Stenseth, N.C. (1999). Climatic variability, plant phenology, and northern ungulates. *Ecology*, 80, 1322–1339.
- Post, E., Stenseth, N.C., Langvatn, R. & Fromentin, J.M. (1997). Global climate change and phenotypic variation among red deer cohorts. *Proceedings. Biological Sciences / The Royal Society*, 264, 1317–1324.
- Proffitt, K.M., Garrott, R. a., Rotella, J.J. & Wheatley, K.E. (2007). Environmental and senescent related variations in Weddell seal body mass: implications for age-specific reproductive performance. *Oikos*, 116, 1683–1690.

- R Development Core Team. (2009). *R: A Language and Environment for Statistical Computing*. Vienna, Austria.
- Ramousse, R., Le Berre, M. & O, G. (1999). La marmotte alpine. *Le Courrier de l'environnement de l'INRA*, 36, 39–52.
- Rattiste, K. (2004). Reproductive success in presenescent common gulls (*Larus canus*): the importance of the last year of life. *Proceedings. Biological Sciences / The Royal Society*, 271, 2059–2064.
- Raveh, S., Heg, D., Dobson, F.S., Coltman, D.W., Gorrell, J.C., Balmer, a., et al. (2010). Mating order and reproductive success in male Columbian ground squirrels (*Urocitellus columbianus*). *Behavioral Ecology*, 21, 537–547.
- Réale, D., Bousses, P., Pisanu, B. & Chapuis, J.L. (2000). Biannual reproductive cycle in the Kerguelen feral sheep population. *Journal of Mammalogy*, 81, 169–178.
- Reed, T.E., Kruuk, L.E.B., Wanless, S., Frederiksen, M., Cunningham, E.J. a & Harris, M.P. (2008). Reproductive senescence in a long-lived seabird: rates of decline in late-life performance are associated with varying costs of early reproduction. *The American Naturalist*, 171, 89–101.
- Reid, D.G., Bilodeau, F., Krebs, C.J., Gauthier, G., Kenney, A.J., Gilbert, B.S., et al. (2012). Lemming winter habitat choice: a snow-fencing experiment. *Oecologia*, 168, 935–946.
- Ricklefs, R.E. (2010a). Insights from comparative analyses of aging in birds and mammals. *Aging Cell*, 9, 273–284.
- Ricklefs, R.E. (2010b). Life-history connections to rates of aging in terrestrial vertebrates. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 107, 10314–10319.
- Ricklefs, R.E. & Miller, G.L. (2005). *Ecology*. 4th edn. W.H. Freeman and co., New York and Basingstoke.
- Robinson, B.G. & Merrill, E.H. (2012). The influence of snow on the functional response of grazing ungulates. *Oikos*, 121, 28–34.
- Rode, K.D., Amstrup, S.C. & Regehr, E. V. (2010). Reduced body size and cub recruitment in polar bears associated with sea ice decline. *Ecological Applications : a Publication of the Ecological Society of America*, 20, 768–782.
- Rödel, H.G., Bora, A., Kaetzke, P., Khaschei, M., Hutzelmeyer, H.D., Zapka, M., et al. (2005). Timing of breeding and reproductive performance of female European rabbits in response to winter temperature and body mass. *Canadian Journal of Zoology*, 83, 935–942.
- Rughetti, M. & Festa-Bianchet, M., (2012). Effects of spring–summer temperature on body mass of chamois. *Journal of Mammalogy*, 93, 1301–1307.

- Saether, B.-E. (1997). Environmental stochasticity and population dynamics of large herbivores: a search for mechanisms. *Trends in Ecology and Evolution*, 12, 143–149.
- Saether, B.-E., Sutherland, W.J. & Engen, S. (2004). Climate influences on avian population dynamics. *Advances in Ecological Research*, 35, 185–209.
- Schwartz, O. a. & Armitage, K.B. (2005). Weather influences on demography of the yellow-bellied marmot (*Marmota flaviventris*). *Journal of Zoology*, 265, 73–79.
- Servanty, S., Gaillard, J.-M., Ronchi, F., Focardi, S., Baubet, É. & Gimenez, O. (2011). Influence of harvesting pressure on demographic tactics: implications for wildlife management. *Journal of Applied Ecology*, 48, 835–843.
- Sharp, S.P. & Clutton-Brock, T.H. (2010). Reproductive senescence in a cooperatively breeding mammal. *The Journal of Animal Ecology*, 79, 176–183.
- Shaw, M.R., Klausmeyer, S.K., Cameron, D.R., Mackenzie, J. & Roehrdanz, P. (2012). Economic costs of achieving current conservation goals in the future as climate changes. *Conservation Biology*, 26, 385–396.
- Sheridan, J. a. & Bickford, D. (2011). Shrinking body size as an ecological response to climate change. *Nature Climate Change*, 1, 401–406.
- Silk, J.B. (2007). The adaptive value of sociality in mammalian groups. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological sciences*, 362, 539–559.
- Simard, M.A., Coulson, T., Gingras, A. & Côté, S.D. (2010). Influence of density and climate on population dynamics of a large herbivore under harsh environmental conditions. *Journal of Wildlife Management*, 74, 1671–1685.
- Sinervo, B., Méndez-de-la-Cruz, F., Miles, D.B., Heulin, B., Bastiaans, E., Villagrán-Santa Cruz, M., et al. (2010). Erosion of lizard diversity by climate change and altered thermal niches. *Science*, 328, 894–899.
- Skalski, J.R., Hoffman, A. & Smith, S.G. (1993). Testing the significance of individual- and cohort-level covariates in animal survival studies. In: *Marked individuals in the study of bird population* (eds. Lebreton, J.D. & North, P.M.). Birkhäuser Verlag, Basel, Switzerland, pp. 9–28.
- Solberg, E.J., Jordhøy, P., Strand, O., Aanes, R., Loison, A., Saether, B.-E., et al. (2001). Effects of density-dependence and climate on the dynamics of a Svalbard reindeer population. *Ecography*, 24, 441–451.
- Stearns, S.C. & Kawecki, T.J. (1994). Fitness sensitivity and the canalization of life-history traits. *Evolution*, 48, 1438–1450.
- Stenseth, N.C. & Mysterud, A. (2005). Weather packages: finding the right scale and composition of climate in ecology. *Journal of Animal Ecology*, 74, 1195–1198.

- Stephens, P.A., Frey-roos, F., Arnold, W. & Sutherland, W.J. (2002). Model complexity and population predictions. The alpine marmot as a case study. *Journal of Animal Ecology*, 71, 343–361.
- Stien, A., Ims, R.A., Albon, S.D., Fuglei, E., Irvine, J., Ropstad, E., et al. (2012). Congruent responses to weather variability in high arctic herbivores. *Biology Letters*, 8, 1002-1005.
- Sutherland, W.J. (2006). Predicting the ecological consequences of environmental change: a review of the methods. *Journal of Applied Ecology*, 43, 599–616.
- Sutherland, W.J., Freckleton, R.P., Godfray, H.C.J., Beissinger, S.R., Benton, T., Cameron, D.D., et al. (2013). Identification of 100 fundamental ecological questions. *Journal of Ecology*, 101, 58–67.
- Tafari, M., Cohas, A., Bonenfant, C., Gaillard, J.-M. & Allainé, D. (2013). Decreasing litter size of marmots over time: a life history response to climate change ? *Ecology*, In press.
- Tafari, M., Cohas, A., Bonenfant, C., Gaillard, J.-M., Lardy, S. & Allainé, D. (2013). Sex-specific senescence in body mass of a monogamous and monomorphic mammal: the case of Alpine marmots. *Oecologia*, In press.
- Tavecchia, G., Coulson, T., Morgan, B.J.T., Pemberton, J.M., Pilkington, J.C., Gulland, F.M.D., et al. (2005). Predictors of reproductive cost in female Soay sheep. *Journal of Animal Ecology*, 74, 201–213.
- Theurillat, J. & Guisan, A. (2001). Potential impact of climate change on vegetation in the european alps : a review. *Climatic Change*, 50, 77–109.
- Thomas, C.D., Franco, A.M. a & Hill, J.K. (2006). Range retractions and extinction in the face o, Cohas, A., Bonenfant, C., Gaillard, J.-M., Lardy, S. & Allainé, D. (2013). Sex-specific senescence in body mass of a monogamous and monomorphic mammal: the case of Alpine marmots. *Oecologia*, In press.
- Tavecchia, G., Coulson, T., Morgan, B.J.T., Pemberton, J.M., Pilkington, J.C., Gulland, F.M.D., et al. (2005). Predictors of reproductive cost in female Soay sheep. *Journal of Animal Ecology*, 74, 201–213.
- Theurillat, J. & Guisan, A. (2001). Potential impact of climate change on vegetation in the european alps : a review. *Climatic Change*, 50, 77–109.
- Thomas, C.D., Franco, A.M. a & Hill, J.K. (2006). Range retractions and extinction in the face of climate warming. *Trends in Ecology and Evolution*, 21, 415–416.
- Thomas, C.D., Cameron, A., Green, R.E., Bakkenes, M., Beaumont, L.J., Collingham, Y.C., et al. (2004). Extinction risk from climate change. *Nature*, 427, 145–148.
- Toïgo, C. (1998). Stratégies biodémographiques et sélection sexuelle chez le bouquetin des Alpes (*Capra ibex ibex*). *PhD thesis, Department of Evolutionary Ecology, University of Lyon, Villeurbanne, France.*

- Toïgo, C., Gaillard, J.-M., Laere, G. van, Hewison, M. & Morellet, N. (2006). How does environmental variation influence body mass, body size, and body condition? Roe deer as a case study. *Ecography*, 29, 301–308.
- Toïgo, C., Gaillard, J.-M., Festa-Bianchet, M., Largo, E., Michallet, J. & Maillard, D. (2007). Sex- and age-specific survival of the highly dimorphic Alpine ibex: evidence for a conservative life-history tactic. *The Journal of Animal Ecology*, 76, 679–686.
- Toïgo, C., Gaillard, J.-M., Gauthier, D., Girard, I., Martinot, J. & Michallet, J. (2002). Female reproductive success and costs in an alpine capital breeder under contrasting environments. *Ecoscience*, 9, 427–433.
- Tucker, C.J., Newcomb, W.W., Los, S.O. & Prince, S.D. (1991). Mean and inter-year variation of growing-season normalized difference vegetation index for the Sahel 1981–1989. *International Journal of Remote Sensing*, 12, 1133–1135.
- Tuljapurkar, S., Gaillard, J.-M. & Coulson, T. (2009). From stochastic environments to life histories and back. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological sciences*, 364, 1499–1509.
- Turbill, C., Bieber, C. & Ruf, T. (2011). Hibernation is associated with increased survival and the evolution of slow life histories among mammals. *Proceedings. Biological Sciences / The Royal Society*, 278, 3355–3363.
- Türk, A. & Arnold, W. (1988). Thermoregulation as a limit to habitat use in alpine marmots (*Marmota marmota*). *Oecologia*, 76, 544–548.
- Ulm, K. (1989). On the estimation of threshold values. *Biometrics*, 45, 1324–1326.
- Vaida, B.F. & Blanchard, S. (2005). Conditional Akaike information for mixed-effects models. *Biometrika*, 92, 351–370.
- Van de Pol, M. & Verhulst, S. (2006). Age-dependent traits: a new statistical model to separate within- and between-individual effects. *The American Naturalist*, 167, 766–773.
- VanHetten, K.W., Wilson, K.R. & Crabtree, R.L. (2007). Habitat use of red foxes in yellowstone national park based on snow tracking and telemetry. *Journal of Mammalogy*, 88, 1498–1507.
- Vanvuren, D. & Armitage, K.B. (1991). Duration of snow cover and its influence on life-history variation in yellow-bellied marmots. *Canadian Journal of Zoology*, 69, 1755–1758.
- Vaupel, J., Manton, K. & Stallard, E. (1979). The impact of heterogeneity in individual frailty on the dynamics of mortality. *Demography*, 16, 439–454.
- Visser, M.E. (2008). Keeping up with a warming world; assessing the rate of adaptation to climate change. *Proceedings. Biological Sciences / The Royal Society*, 275, 649–659.
- Waddington, C. H. (1957). *The Strategy of the Genes*. George Allen & Unwin, London .

- Walker, L.C. & Herndon, J.G. (2010). Mosaic aging. *Medical Hypotheses*, 74, 1048–1051.
- Walther, G., Post, E., Convey, P., Menzel, A., Parmesan, C., Beebee, T.J.C., et al. (2002). Ecological responses to recent climate change. *Nature*, 416, 389–395.
- Wang, G., Hobbs, N.T., Galbraith, H. & Giesen, K.M. (2002). Signatures of large-scale and local climates on the demography of white-tailed ptarmigan in Rocky Mountain National Park, Colorado, USA. *International Journal of Biometeorology*, 46, 197–201.
- Weladji, R., Gaillard, J.-M., Yoccoz, N., Holand, O., Mysterud, A., Loison, A., et al. (2006). Good reindeer mothers live longer and become better in raising offspring. *Proceedings. Biological Sciences / The Royal Society*, 27, 1239–1244.
- Wilkinson, G.S. & South, J.M. (2002). Life history, ecology and longevity in bats. *Aging Cell*, 1, 124–131.
- Williams, G.C. (1957). Pleiotropy, natural selection, and the evolution of senescence. *Evolution*, 11, 398–411.
- Williams, G.C. (1966). Natural selection costs of reproduction and a refinement of lack's principle. *American Naturalist*, 100, 687–690.
- Wilson, A.J., Pemberton, J.M., Pilkington, J.G., Clutton-Brock, T.H. & Kruuk, L.E.B. (2009). Trading offspring size for number in a variable environment: selection on reproductive investment in female Soay sheep. *The Journal of Animal Ecology*, 78, 354–364.
- Woods, S.N. (2006). *Generalized additive models: An introduction with R*. Chapman & Hall, London, UK.
- Zajitschek, F., Bonduriansky, R., Zajitschek, S.R.K. & Brooks, R.C. (2009). Sexual dimorphism in life history: age, survival, and reproduction in male and female field crickets *Teleogryllus commodus* under seminatural conditions. *The American Naturalist*, 173, 792–802.
- Zervanos, S. & Salsbury, C.M. (2003). Seasonal Body Temperature Fluctuations and Energetic Strategies in Free-Ranging Eastern Woodchucks (*Marmota Monax*). *Journal of Mammalogy*, 84, 299–310.

Annexe 1:

Fiche de capture de marmottes alpines, site de la Grande Sassi re.

Annexe 2:

Sophie Lardy, Aur lie Cohas, Emmanuel Desouhant, **Marion Tafani**, Dominique Allain  (2012) Paternity and dominance loss in male breeders: the cost of helpers in a cooperatively breeding mammal. PLoS One 7(1): e29508.

Marmottes Sassièrre / Marmots Sassièrre									
Date		____/____/20____		Time ____h ____m		N° Capture		Mesureur / Handling	
Group		Piège/Trap							
Recapture		année précédente <i>previous year</i>		yes <input type="checkbox"/> no <input type="checkbox"/>		même année <i>same year</i>		<input type="checkbox"/>	
Marking		Transpondeur		n°		Color			
		Metal		n°		Oreille / ear			
		Plastic		n°		Oreille / ear		color	
		Logger		yes <input type="checkbox"/> no <input type="checkbox"/>					
Age		M Y 2 ans Autres		Pup Yearling 2 years old Other					
Sex		Male		<input type="checkbox"/>		Scrotal		yes <input type="checkbox"/> no <input type="checkbox"/> unknown <input type="checkbox"/>	
Status		Female		<input type="checkbox"/>		Allaitante <i>Lactating</i>		yes <input type="checkbox"/> no <input type="checkbox"/> unknown <input type="checkbox"/>	
						Gestante <i>Pregnant</i>		yes <input type="checkbox"/> no <input type="checkbox"/> unknown <input type="checkbox"/>	
		Dominant		yes <input type="checkbox"/> no <input type="checkbox"/>		unknown <input type="checkbox"/>		unknown <input type="checkbox"/>	
Remarques / comments									
Measures									
Masse corporelle / Body mass (g)									
L. mandibule / Jaw (mm)									
L. Patte ant. / Forefoot (mm)									
L. Cubitus / Ulna (mm)									
L. Patte post. / Hindfoot (mm)									
L. Tibia / Tibia (mm)									
L. TC / Body length (cm)									
Larg. Tête zygomatique/ Zygomatic width (mm)									
Larg. Bassin / Basin width (mm)									
L. Incisives sup / Upper incisor (mm)									
L. testicule / testes (mm) Droite / right Gauche / left									
Prélèvements / Samples									
Crottes yes no feces									
Poils yes no hair									
Biopsie yes no Biopsy									
TV (sang) yes no Green tube									
TR (sang) yes no Red tube									
Frottis yes no Blood smear									
Eurytic yes no Eurytic									
Leucotic yes no Leucotic									
Hématocrite yes no Hematocrite									
Phéromones J yes no Jugal									
Phéromones B yes no Bucal									
Phéromones A yes no Anal									
TV extract: nb: Hftot: Hred:									
TR extract: nb:									

Paternity and Dominance Loss in Male Breeders: The Cost of Helpers in a Cooperatively Breeding Mammal

Sophie Lardy, Aurélie Cohas, Emmanuel Desouhant, Marion Tafani, Dominique Allainé*

UMR CNRS 5558 "Biométrie et Biologie Evolutive", Université de Lyon, Université Claude Bernard Lyon 1, Villeurbanne, France

Abstract

Paternity insurance and dominance tenure length are two important components of male reproductive success, particularly in species where reproduction is highly skewed towards a few individuals. Identifying the factors affecting these two components is crucial to better understand the pattern of variation in reproductive success among males. In social species, the social context (*i.e.* group size and composition) is likely to influence the ability of males to secure dominance and to monopolize reproduction. Most studies have analyzed the factors affecting paternity insurance and dominance tenure separately. We use a long term data set on Alpine marmots to investigate the effect of the number of subordinate males on both paternity insurance and tenure of dominant males. We show that individuals which are unable to monopolize reproduction in their family groups in the presence of many subordinate males are likely to lose dominance the following year. We also report that dominant males lose body mass in the year they lose both paternity and dominance. Our results suggest that controlling many subordinate males is energetically costly for dominant males, and those unable to support this cost lose the control over both reproduction and dominance. A large number of subordinate males in social groups is therefore costly for dominant males in terms of fitness.

Citation: Lardy S, Cohas A, Desouhant E, Tafani M, Allainé D (2012) Paternity and Dominance Loss in Male Breeders: The Cost of Helpers in a Cooperatively Breeding Mammal. PLoS ONE 7(1): e29508. doi:10.1371/journal.pone.0029508

Editor: Sean A. Rands, University of Bristol, United Kingdom

Received: June 27, 2011; **Accepted:** November 29, 2011; **Published:** January 17, 2012

Copyright: © 2012 Lardy et al. This is an open-access article distributed under the terms of the Creative Commons Attribution License, which permits unrestricted use, distribution, and reproduction in any medium, provided the original author and source are credited.

Funding: Financial support was received from the Agence Nationale de la Recherche (ANR, project ANR-08-BLAN-0214-03), the Centre National de la Recherche Scientifique (CNRS) and Earthwatch Institute. The funders had no role in study design, data collection and analysis, decision to publish, or preparation of the manuscript.

Competing Interests: The authors have declared that no competing interests exist.

* E-mail: dominique.allaine@univ-lyon1.fr

Introduction

The number of offspring sired per year and the length of reproductive life are two major components of lifetime reproductive success [1]. In species living in social groups, particularly cooperative breeders, reproduction is often highly skewed towards a few dominant individuals that monopolize reproduction by suppressing reproductive functions, preventing access to potential mates or killing offspring of their subordinates [2]. In these species, the reproductive success of dominant males depends largely on paternity insurance at each reproductive event and on dominance tenure length. Determining the factors affecting these components is thus fundamental to understand the variation in reproductive success among males; and consequently the intensity of natural and sexual selection in social species [1].

The social context which dominant males have to cope with may be a key element of reproductive success. Subordinates within and outside the social unit compete with dominants both to reproduce and to reach dominance [3,4] and their number may vary considerably [5,6]. The size and the composition of social groups may determine the intensity of male-male competition. Since the control over their subordinates by dominant males is likely to decrease as the number of the subordinates increases ("limited control" hypothesis [7,8]), dominants are expected to lose paternity when facing a large number of male subordinates. Similarly, dominants could be expected to lose their social status too in such a social context.

To date, most studies have analyzed factors affecting paternity insurance and dominance tenure separately. As expected, dominants do lose paternity when they are confronted by a large number of subordinate males, for example in meerkats *Suricata suricatta* [9], Savannah baboons *Papio cynocephalus* [10] and in Alpine marmots *Marmota marmota* [6,11]. A few studies have shown that dominants are indeed more likely to lose dominance under such social conditions, for example in mandrills *Mandrillus sphinx* [12]. It is likely that dominant males can monopolize reproduction and also maintain their dominant status over long periods only in social conditions where competition is weak (*i.e.* few subordinates), while males facing highly competitive situations (*i.e.* a large number of subordinates) should be unable to insure paternity and should lose their dominant status rapidly. In other words, the males which lose control over reproduction, due to challenging social conditions, will also lose dominance in their social group rather rapidly.

The mechanisms by which the number of subordinate males reduces the ability of the dominant male to secure paternity and to maintain dominance are not well understood. One possible explanation is that it may be energetically costly for dominant males to control potential competitors present in the social unit [13]. Body mass (or body condition) has been shown to be a key determinant of the outcome of intra-sexual competition in several mammals [14–16] such as the ability of a male to both monopolize reproduction and maintain dominance over time [1]. Dominant males with low body mass may not be in adequate physical condition to prevent subordinates of the group, or external individuals, from

getting fertilizations and even evicting them. Consequently, the number of subordinate males may affect body mass, which in turn affects paternity and dominance.

The Alpine marmot is a mammalian cooperative breeder, socially monogamous, which lives in family groups of 2 to 14 individuals comprising a dominant reproductive pair, mature and immature subordinates of both sexes and pups of the year [17]. Usually, dominant individuals monopolize reproduction by physiologically suppressing reproductive functions of subordinates of the same sex [18,19]. Dominant females monopolize reproduction effectively (only two cases of reproduction by a subordinate female over 408 events of reproduction in our population). In contrast, dominant males frequently lose paternity, generally to transient males or in rare cases to subordinates of the group (unrelated to the dominant female) [6,20].

Here we use a 18-year data set to (1) examine the effect of the number of potential competitors on the probability of losing both paternity and dominance in the male Alpine marmot; (2) test the prediction that males unable to monopolize reproduction are also unable to maintain their dominant status over time. We examine whether the probability of losing dominance is correlated positively with the occurrence of extra pair paternity (EPP) in the previous reproductive event. Finally, we attempt to identify the underlying mechanisms by investigating the link between the number of subordinates and the body mass of the dominant animals. We thus (3) test the prediction that the number of potential competitors influences dominants' body mass; and (4) examine whether the dominant male body mass influences its probability of losing dominance.

Results

Influence of the number of sexually mature male subordinates in the group on dominance tenure and on monopolization of reproduction

Both the probability of maintaining dominance (Figure 1a) and the probability of monopolizing reproduction over time (Figure 1b) decrease as the number of sexually mature male subordinates present in the group increases. If the number of sexually mature

subordinates in a group increases by one individual, the probability of losing dominance is multiplied by 1.27 [CI95%: 1.02–1.58] ($\beta = 0.24 \pm 0.12$, $z = 2.18$, $N = 190$ observations including 62 males, $p = 0.029$, Figure 2a), and the probability that EPP occurs is multiplied by 1.36 [CI95%: 1.04–1.77] ($\beta = 0.31 \pm 0.13$, $z = 2.33$, $N = 152$ observations including 61 males, $p = 0.020$, Figure 2b).

EPP occurrence and dominance tenure

The likelihood that the dominant male would lose its dominance is multiplied by 2.16 [CI95%: 1.23–3.79] when an EPP occurred at the previous reproductive event ($\beta = 0.77 \pm 0.29$, $z = 2.68$, $N = 183$ observations including 67 males, $p = 0.007$, Figure 2). This suggests, as expected, that males unable to monopolize reproduction are not able to maintain their dominant position.

A possible mechanism: male body mass and dominance

As expected, the probability of losing dominance increases as residual body mass (RBM) declines ($\beta = -0.0013 \pm 0.0005$, $t = -2.51$, $N = 161$ observations including 66 males, $p = 0.012$). Dominant males which maintain dominance from one year to the next are 245.01 ± 72.78 g heavier, on average, than dominant males that lost dominance ($t = 3.37$, $N = 161$ observations including 66 males, $p = 0.001$, Figure 3a). Overall, a dominant male is lighter by 261.39 g [CI95%: 62.24–460.54] in the year it lost dominance compared to the years before (paired t-test: $t = 2.74$, $N = 21$, $p = 0.013$, Figure 3b). This loss of body reserves represents up to 10% of their mass. Finally, the number of sexually mature male subordinates is related to the RBM of dominants. The RBM of dominant males is low when no male subordinate is present and then decreases when more than one male subordinate are present ($N = 177$ observations including 67 males, $\beta = 200.11 \pm 93.53$, $t = 2.14$, $p = 0.035$, $\beta^2 = -67.68 \pm 33.09$, $t = -2.05$, $p = 0.043$, Figure 4). The RBM of the dominant females does not depend on the number of male subordinates ($N = 144$ observations including 45 females, linear effect: $\beta = -6.46 \pm 19.44$, $t = -0.33$, $p = 0.74$, quadratic effect: $\beta = 20.65 \pm 104.15$, $t = 0.20$, $p = 0.84$, $\beta^2 = -4.71 \pm 17.79$, $t = -0.26$, $p = 0.79$).

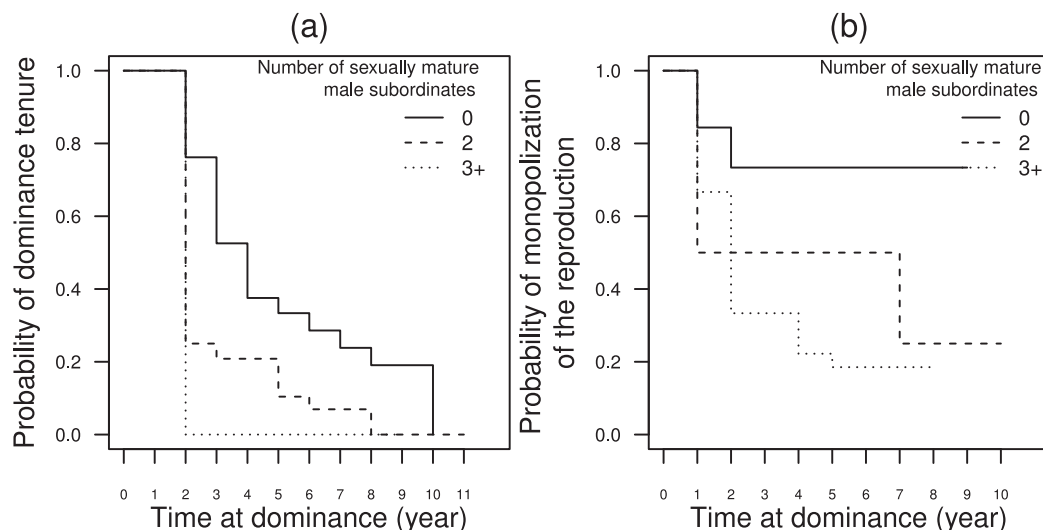


Figure 1. Kaplan-Meier plots showing the effect of the number of sexually mature male subordinates in the social group on (a) the probability that a male retains dominance, and (b) the probability that a male monopolizes matings. Three levels of the number of male subordinates are represented: none (0), medium (2) and high (3+).
doi:10.1371/journal.pone.0029508.g001

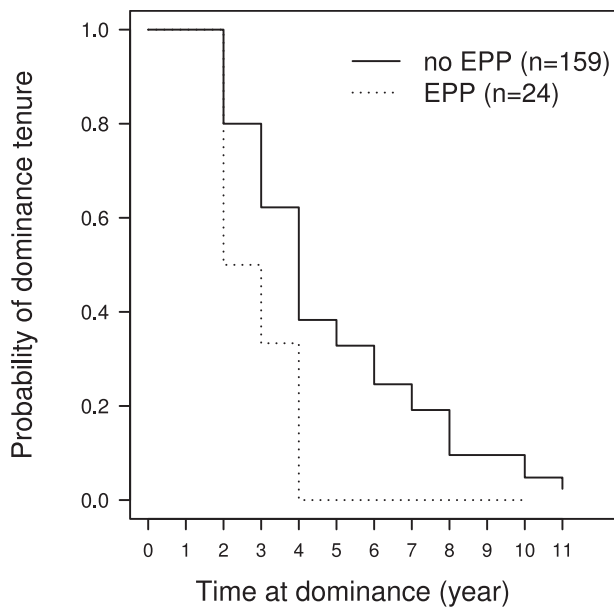


Figure 2. Kaplan-Meier plot showing the impact of extra-pair paternity at the previous event of reproduction on the probability that a male retains dominance. The full line represent survival curve where no extra-pair paternity occurred at the previous event of reproduction while the dotted line represent survival curve where extra-pair paternity occurred at the previous event of reproduction.
doi:10.1371/journal.pone.0029508.g002

Discussion

The presence of several sexually mature males within family groups as well as the high reproductive skew suggest that, in the Alpine marmot, dominant males compete strongly with their subordinates for reproduction and dominant status. We show here that the number of male subordinates has, indeed, a strong effect

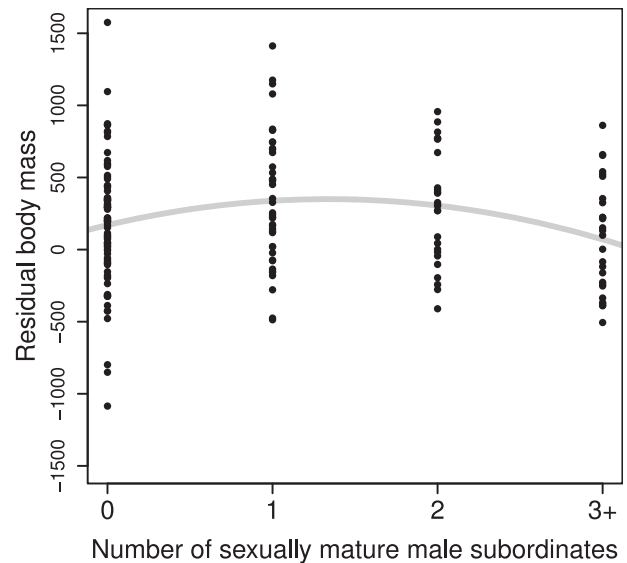


Figure 4. Impact of the number of sexually mature male subordinates present in a family group on the residual body mass of the dominant male. The dots represent the observed data, and the grey line represents the fitted model.
doi:10.1371/journal.pone.0029508.g004

on the ability of dominant males to monopolize reproduction. Specifically, the risk of paternity loss for dominants increases with the number of male subordinates, suggesting that dominant males lose the control over reproduction when facing several competitors. The role of male-male competition in paternity loss may have been underestimated in favour of female choice [21–23]. However, recently, Cohas and Allainé [24] have pointed out that, among monogamous species, family living species exhibit higher EPP rates suggesting that living with potential competitors enhances the likelihood of losing paternities. Our results strongly support this idea.

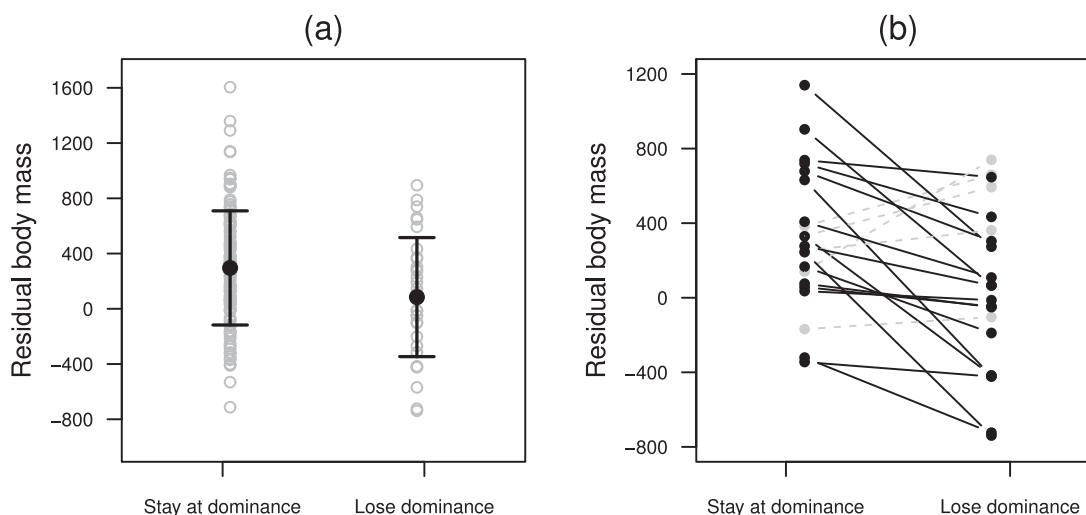


Figure 3. Comparison of the competitive abilities of males retaining dominance and males losing dominance. (a) The grey circles represent the observed residual body masses. The black dots represent the means surrounded by their standard deviation. (b) Comparison of competitive abilities of a given male the year it lost dominance and the years it was dominant. Males having a lower residual body mass the year of dominance loss are represented in black. Males having a higher residual body mass the year of dominance loss are represented in grey.
doi:10.1371/journal.pone.0029508.g003

The observed pattern is consistent with the “limited control” hypothesis which implies that dominant males cannot control all the reproduction of the group despite their efforts to do so [7,8]. This hypothesis seems to hold also in other social species (primates [10,25,26]; carnivores [27,28]; birds [29]; fishes [30,31]). We also show that the number of male subordinates in the social group greatly affects dominance tenure. Specifically, the number of male subordinates in the social unit decreases the ability of dominant males to maintain dominance and consequently reduces the length of time they remain in residence. The results presented here therefore evidence that the strong male-male competition for reproduction and dominance in family groups with numerous subordinate males does result in dominant males being less able to insure paternity and to maintain dominance over time. A negative effect of the number of subordinate males on the tenure of dominant males has been reported in some species [12] but not in all (meerkats [9]; lions *Panthera leo* [32]; Thomas’ langur *Presbytis thomasi* [33]). The “limited control” hypothesis can thus be extended to cover dominance tenure.

We also report that those dominant males losing paternity are more prone to lose dominance the following year. This result suggests that, as male-male competition increases within the family group, dominant males lose control over reproduction and also over dominance. Virtually all dominant males which lost paternity had a dominance tenure ≤ 5 years, while dominant males able to secure paternity had dominance tenures as long as 11 years. A possible alternative explanation, proposed for monogamous birds, is that seeking extra-pair copulations is a strategy used by females to sample available mates before changing for a better partner (“mate sampling hypothesis”, [34]). Females are then expected to divorce and to re-pair with one of the extra-pair mates. The “mate sampling” hypothesis is unlikely to explain the observed association between paternity loss and dominance tenure in Alpine marmots for two reasons. First, in year-round territorial and long-lived monogamous species, mate switching resulting from female choice is unlikely to occur due to the high cost associated with the loss of the territory [35]. Secondly, in the population studied here, the extra-pair mate became the new dominant in only 3 out of the 25 cases where the dominant male had lost paternity. We conclude that numerous subordinate males may be costly for dominant males since they limit the dominants’ control over both reproduction and dominance.

How do social factors affect the ability of dominant males to monopolize reproduction and secure dominance? One explanation is that it is simply impossible for dominant males to control each of numerous subordinates with fighting abilities [36]. Mate guarding may thus be less effective as the number of challengers in the social group increases. In the presence of many competitors, it will be more and more difficult to prevent challengers, from within or outside the social group, to access the female. Another possible explanation is that the control of subordinates is costly for dominants [7] and controlling a large number of potential competitors can have a high energetic cost [37]. Body mass is an important determinant of the ability of males to maintain dominance in Alpine marmots: males losing dominance are lighter than those which retain dominance from one year to the next, and loss of dominance is associated with mass loss (5–10%). This pattern has been found in most mammals [14,16]. The fact that the number of subordinate males in the social unit affects dominant male body mass negatively indicates that it may indeed be energetically costly for dominant males to control a high number of potential competitor in the social unit (see also [13] for a similar example in the cichlid fish *Neolamprologus pulcher*). A male with a large number of male subordinates is in lower body

condition and may consequently be more likely to lose paternity and then dominance.

We suggest that the general process by which the number of subordinates imposes costs on the dominants is that controlling many subordinate males leads to an energetic cost for these males, and this leads to losing body reserves. This mass loss may in turn lower their capacity to guard their mate effectively, thus allowing other males to gain extra-pair paternity and lowering the dominant male’s ability to win contests for dominance. The cost generated by the presence of competitors in social groups may counterbalance the benefits provided by social living [38] and dominants are then expected to make a trade-off between the costs and the benefits of having subordinate males in their family groups [11,39]. Understanding the interplay between group composition and the reproductive success of individuals in social species thus represents a crucial point to identify the evolutionary forces shaping animal societies.

Materials and Methods

0.1 Ethics Statement

The field work conducted in the Alpine marmots was undertaken after acceptance of the project by the scientific committee of the Vanoise National Park, and after the deliverance of the permit number AP n 2010/121 by the *Préfecture de la Savoie*. Sophie Lardy is authorized for experimentation with animals, issued by the French Ministry of Agriculture and Fisheries (diploma n° 0ETRY20090520). French law does not demand approval by an ethical committee.

0.2 Study species

Alpine marmots are cooperatively breeding rodents which live in family groups where only the dominant pair reproduces, as a rule. Both males and females may stay as dominants on the same territory for several years (up to 11 and 14 years for males and females respectively on our study population), until they die or get evicted by a competitor. Eviction is generally followed by death, for dominants of both sexes [35]. Relatedness among family members is extremely high as virtually all individuals are offspring of at least one of the dominants. Male subordinates ($n=120$) are related to the dominant male in 81% of cases and to the dominant female in 79% of cases. In only two cases were subordinates not certainly related to one of the dominants: i) when EPP occurred, extra-pair pups are unrelated to the dominant male, ii) when a new dominant male or female arrives in the territory. In general, when a new individual establishes itself as dominant, the same sex individuals that were subordinates in this group leave the group and pups are killed, which reduces the number of unrelated individuals of the same sex in the family groups. Individuals reach sexual maturity when two years old. They may delay dispersal and stay in the family group as subordinates, and reach dominance in their natal territory (20% of the dominant males) or may disperse in search of a dominant position (80% of the dominant males). Individuals never join groups as subordinates. Male subordinates are “helpers” since their presence during hibernation increases offspring survival [11,17]. Subordinate males of the group are potential competitors of the dominant male as they may attempt to get fertilization from the dominant female if they are not related, or to evict the dominant male and take over the dominant position. When subordinate males reached dominance in its natal territory, their mother had previously been replaced as the dominant. We observed only one case of incest among 408 events of reproduction in this population.

0.3 Field methods and data collection

Data were collected in a wild population of Alpine marmots located in the nature reserve of La Grande Sassi re (at 2340 m a.s.l., French Alps, 4529'N, 659'E) from 1990 to 2007. Over 80% of the marmots belonging to 24 family groups were caught at least once every year, between mid-April to mid-July, using two-door live traps baited with dandelions (*Taraxacum densleonis*). Once captured, the animals were tranquilized with Zol t l 100 (0.1 ml.kg^{−1}), sexed, aged from their size up to 3 years of age, weighed and individually marked with a numbered ear-tag and a transponder. Social status was determined for all individuals from scrotal development for males and teat development for females. Group composition was determined from capture data and completed by daily observations of the families. We counted for each group, the number of adults, two-year-olds and juveniles of each sex. Every year, scent marking and aggressive behaviour noted during behavioural observations were also used to confirm dominance status [40].

0.4 Paternity analyses

Genetic analyses were performed on 16 microsatellites following Cohas *et al.*s. [41] protocol. Genotypes of each young and of the dominant pair were used to check maternity of the dominant female and paternity of the dominant male, using both exclusion of paternity and paternity analyses conducted with Cervus 3.0.3 software [42] (for details see Cohas *et al.* [41]). A young marmot was considered as a within-pair offspring if its genotype matched with the dominant male genotype, and as extra-pair if it did not. We noted an occurrence of extra-pair paternity (EPP) when at least one young of a litter was identified as extra-pair young.

0.5 Data analyses

Influence of the number of sexually mature male subordinates in the group on dominance tenure and on monopolization of reproduction. The influence of the average number of sexually mature male subordinates present between two reproductive seasons on the probability of retaining dominance and the probability of monopolizing reproduction, were analyzed using Cox's proportional hazards model [43]. A Cox regression assumes that the probability per unit of time that a dominant male lose its dominant status (or hazard rate = $h[t]$), is the product of a baseline probability and a factor representing the joint effect of the covariates, with t representing the time elapsed since the dominant male acquired the dominant status. In our population, male subordinates reached dominance at 3.5 ± 0.11 years old, thus leading to a high correlation between time and age. The comparison of dominance loss was done on individuals of roughly the same age. The β values express the contribution of each explanatory variable to the overall tendency to lose dominance. These coefficients are interpreted through the exponential term, the hazard ratio. A hazard ratio higher than unity indicates that the corresponding covariate has an increasing influence on the tendency of a male to lose its dominance, *i.e.* it reduces its dominance tenure. Conversely, a hazard ratio lower than one corresponds to an increase in its dominance period [44].

The same reasoning was applied for paternity loss. The repeated measures on same territories were taken into account in the model of dominance loss and the model of paternity loss. Regression coefficients were estimated by maximization of the partial likelihood (for details, see [45]).

EPP occurrence and dominance tenure. The influence of EPP occurrence on the probability to lose dominance the following year was also analyzed using Cox's proportional hazards model with occurrence of EPP encoded as a binomial variable and entered in the model as a time-dependent covariate [46].

A possible mechanism: male body mass and dominance. Body mass in marmots varies with the seasons, so body mass was corrected using linear models including the date of capture, its quadratic term and year. The residuals (RBM for residual body mass) were used thereafter. An additional correction for body size (residual body condition) did not change the results, so we present only the results with RBM. The influence of RBM on the probability of losing dominance was investigated first. Generalized mixed models (GLMM) with male identity within territory as random factors, a logit link function and a binomial error distribution were used to account for repeated measures and for the binomial distribution of the dependent variable. To verify that the effect of the number of subordinates on male RBM was not an effect of resource limitation due to high densities of individuals in the territories, the effect of the number of subordinates on dominant female RBM was also studied with the same procedure as the one used for males. The RBM of males staying dominant was then compared to the RBM of males losing dominance using linear mixed models with male identity within territory as random factors to account for repeated measures. Finally we compared the RBM of a male ($n=21$) the year it lost dominance with its RBM in the years it stayed dominant, using a paired t-test. The influence of the number of sexually mature male subordinates on the RBM of dominant males was investigated using linear mixed models with male identity within territory as random factors to account for repeated measures.

Statistical analyses were performed with R 2.10.1 [47] using the function `lme` in the "MASS" library for linear mixed models, the function `glmer` in the "lme4" library [48] for the GLMM, the function `coxph` in the "survival" library [49] for the Cox's proportional hazards model. The level of significance is set to 0.05 and parameter estimates are given $\pm s.e.$

Acknowledgments

We are grateful to Elizabeth Yohannes for editing the English and to two anonymous referees for their useful comments on an earlier version of the manuscript. We thank all the students involved in the trapping of Alpine marmots at La Sassi re and the authorities of the Vanoise National Park for granting us permission to work in La Grande Sassi re Nature Reserve.

Author Contributions

Conceived and designed the experiments: DA AC SL. Analyzed the data: SL ED AC. Wrote the paper: SL AC DA. Collected the data: SL AC MT DA.

References

1. Clutton-Brock TH (1988) Reproductive success: studies of individual variation in contrasting breeding systems. Chicago: The University of Chicago Press.
2. Clutton-Brock TH, Hodge SJ, Flower TP, Spong GF, Young AJ (2010) Adaptive suppression of subordinate reproduction in cooperative mammals. *Am Nat* 176: 664–673.
3. Emlen S (1982) The evolution of helping. II. The role of behavioral conflict. *Am Nat* 119: 40–53.
4. Clutton-Brock TH (2009) Structure and function in mammalian societies. *Phil Trans R Soc Lond B* 364: 3229–3242.
5. Komdeur J (2001) Mate guarding in the Seychelles warbler is energetically costly and adjusted to paternity risk. *Proc R Soc B* 268: 2103–2111.
6. Cohas A, Yoccoz NG, Silva A, Goossens B, Allain  D (2006) Extra-pair paternity in the monogamous Alpine marmot (*Marmota marmota*): the roles of social setting and female mate choice. *Behav Ecol Sociobiol* 59: 597–605.

7. Clutton-Brock TH (1998) Reproductive skew, concessions and limited control. *Trends Ecol Evol* 13: 288–292.
8. Reeve HK, Emlen S, Keller L (1998) Reproductive sharing in animal societies: reproductive incentives or incomplete control by dominant breeders? *Behav Ecol* 9: 267–278.
9. Spong GF, Hodge SJ, Young AJ, Clutton-Brock TH (2008) Factors affecting the reproductive success of dominant male meerkats. *Mol Ecol* 17: 2287–2299.
10. Alberts SC, Watts HE, Altmann J (2003) Queuing and queue-jumping: long-term patterns of reproductive skew in male savannah baboons, *Papio cynocephalus*. *Anim Behav* 65: 821–840.
11. Allainé D, Theuriau F (2004) Is there an optimal number of helpers in Alpine marmot family groups? *Behav Ecol* 15: 916–924.
12. Setchell J, Wickings E (2006) Life history in male mandrills (*Mandrillus sphinx*): physical development, dominance rank, and group association. *Am J Phys Anthropol* 130: 498–510.
13. Mitchell JS, Jutzeler E, Heg D, Taborsky M (2009) Gender differences in the costs that subordinate group members impose on dominant males in a cooperative breeder. *Ethology* 115: 1162–1174.
14. Clutton-Brock TH, Guinness F, Albon S (1982) Red deer: behavior and ecology of two sexes. Chicago: The University of Chicago Press.
15. Haley M, Deutsch C, Le Boeuf B (1994) Size, dominance and copulatory success in male northern elephant seals, *Mirounga angustirostris*. *Anim Behav* 48: 1249–1260.
16. Ellis L (1995) Dominance and reproductive success among non human animals: a cross-species comparison. *Ethol Sociobiol* 16: 257–333.
17. Allainé D (2000) Sociality, mating system and reproductive skew in marmots: evidence and hypotheses. *Behav Process* 51: 21–34.
18. Arnold W, Dittami J (1997) Reproductive suppression in male Alpine marmots. *Anim Behav* 53: 53–66.
19. Hackländer K (2003) Reproductive suppression in female Alpine marmots, *Marmota marmota*. *Anim Behav* 65: 1133–1140.
20. Goossens B, Graziani L, Waits LP, Farand E, Magnolon S, et al. (1998) Extra-pair paternity in the monogamous Alpine marmot revealed by nuclear DNA microsatellite analysis. *Behav Ecol Sociobiol* 43: 281–288.
21. Jennions MD, Petrie M (2000) Why do females mate multiply? A review of the genetic benefits. *Biol Rev Camb Philos Soc* 75: 21–64.
22. Griffith SC, Owens IPF, Thuman KA (2002) Extra pair paternity in birds: a review of interspecific variation and adaptive function. *Mol Ecol* 11: 2195–2212.
23. Westneat D, Stewart I (2003) Extra-pair paternity in birds: causes, correlates, and conflict. *Annu Rev Ecol Syst* 34: 365–396.
24. Cohas A, Allainé D (2009) Social structure influences extra-pair paternity in socially monogamous mammals. *Biol Lett* 5: 313–316.
25. Kutsukake N, Nunn CL (2006) Comparative tests of reproductive skew in male primates: the roles of demographic factors and incomplete control. *Behav Ecol Sociobiol* 60: 695–706.
26. Widdig A, Bercovitch F, Streich W, Saueremann U, Nürnberg P, et al. (2004) A longitudinal analysis of reproductive skew in male rhesus macaques. *Proc R Soc B* 271: 819–826.
27. Clutton-Brock TH, Brotherton PN, Russell AF, O'Riain MJ, Gaynor D, et al. (2001) Cooperation, control, and concession in meerkat groups. *Science* 291: 478–81.
28. Cant MA (2000) Social control of reproduction in banded mongooses. *Anim Behav* 59: 147–158.
29. Haydock J, Koenig WD (2003) Patterns of reproductive skew in the polygynandrous acorn wood pecker. *Am Nat* 162: 277–289.
30. Awata S, Munehara H, Kohda M (2005) Social system and reproduction of helpers in a cooperatively breeding cichlid fish (*Julidochromis ornatus*) in lake Tanganyika: field observations and parentage analyses. *Behav Ecol Sociobiol* 58: 506–516.
31. Heg D (2006) Cooperative breeding in the lake Tanganyika cichlid *Julidochromis ornatus*. *Environ Biol Fish* 76: 265–281.
32. Packer C, 327 Herbst L, Pusey A, Bygott J, Hanby J, et al. (1988) Reproductive success: studies of individual variation in contrasting breeding systems. Chicago: University of Chicago Press, chapter Reproductive success of lions. pp 363–383.
33. Steenbeck R (2000) Reproductive success: studies of individual variation in contrasting breeding systems. Cambridge: Cambridge Univ Press, chapter Infanticide by males and female choice in Thomas' langurs. pp 153–177.
34. Heg D, Ens B, Burke T, Jenkins L (1993) Why does the typically monogamous oystercatcher (*Haematopus ostralegus*) engage in extra-pair copulations? *Behaviour* 126: 247–289.
35. Lardy S, Cohas A, Figueroa I, Allainé D (2011) Mate change in a socially monogamous mammal: evidences support the “forced divorce” hypothesis. *Behav Ecol* 22: 120–125.
36. Cowlshaw G, Dunbar RI (1991) Dominance rank and mating success in male primates. *Anim Behav* 41: 1045–1056.
37. Rubenstein DR, Shen SF (2009) Reproductive conflict and the costs of social status in cooperatively breeding vertebrates. *Am Nat* 173: 650–661.
38. Sparkman AM, Adams J, Beyer A, Steury TD, Waits L, et al. (2011) Helper effects on pup lifetime fitness in the cooperatively breeding red wolf (*Canis rufus*). *Proc R Soc B* 278: 1381–1389.
39. Young AJ, Carlson AA, Monfort SL, Russell AF, Bennett NC, et al. (2006) Stress and the suppression of subordinate reproduction in cooperatively breeding meerkats. *Proc Natl Acad Sci U S A* 103: 12005–12010.
40. Bel M, Porteret C, Coulon J (1995) Scent deposition by cheek rubbing in the Alpine marmot (*Marmota marmota*) in the French Alps. *Can J Zool* 73: 2065–2071.
41. Cohas A, Yoccoz N, Bonenfant C, Goossens B, Genton C, et al. (2008) The genetic similarity between pair members influences the frequency of extra-pair paternity in Alpine marmots. *Anim Behav* 76: 87–95.
42. Kalinowski ST, Taper ML, Marshall TC (2007) Revising how the computer program Cervus accommodates genotyping error increases success in paternity assignment. *Mol Ecol* 16: 1099–1106.
43. Cox D (1972) Regression models and life tables (with discussion). *J Roy Statist Soc Ser B* 34: 187–220.
44. Wajnberg E (2006) Time allocation strategies in insect parasitoids: from ultimate predictions to proximate behavioral mechanisms. *Behav Ecol Sociobiol* 60: 589–611.
45. Kalbfleisch J, Prentice R (2002) The statistical analysis of failure time data, volume 5. Wiley New York.
46. Kleinbaum D, Klein M (2005) Survival analysis: a self-learning text. New York: Springer Verlag.
47. R Development Core Team (2010) R: a language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <http://www.R-project.org/>. ISBN 3-900051-07-0.
48. Bates D, Maechler M (2010) lme4: linear mixed-effects models using Eigen and R syntax. URL <http://CRAN.R-project.org/package=lme4>. R package version 0.999375-37.
49. Therneau T, original Splines R port by Thomas Lumley (2011) survival: survival analysis, including penalised likelihood. URL <http://CRAN.R-project.org/package=survival>. R package version 2.36-5.